

VISIT...

LANZAROTE
Caliente.COM

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

ГУБКИ И КНИДАРИИ

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ
И ПЕРСПЕКТИВЫ ИССЛЕДОВАНИЙ



АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

ГУБКИ И КНИДАРИИ

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И ПЕРСПЕКТИВЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

СБОРНИК НАУЧНЫХ ТРУДОВ

ЛЕНИНГРАД

1988

USSR ACADEMY OF SCIENCES
ZOOLOGICAL INSTITUTE

PORIFERA AND CNIDARIA

Modern and perspective investigations

Главный редактор
директор Зоологического института АН СССР
чл. корр. АН СССР *О. А. Скарлато*

Редакционная коллегия:

Я. И. Старобогатов (отв. редактор), *В. В. Хлебович* (зам. отв. редактора),
Ю. С. Балашов, *Л. Л. Боркин*, *И. С. Даревский*, *В. А. Заславский*, *И. М. Кержнер*,
В. А. Тряпцын, *И. М. Фокин*, *С. Я. Цалолихин*

Редакторы выпуска:

В. М. Колтун, *С. Д. Степаньянц*

Рецензенты:

Я. И. Старобогатов, *И. Б. Райков*

Сборник содержит материалы по микроанатомии, цитологии (в том числе ультраструктурной), половому и соматическому эмбриогенезу, физиологии и морфогенезам у губок и книдарий. Общетеоретический интерес представляет статья, касающаяся проблемы индивидуальности у губок. Даются оригинальные представления о ходе эволюции в различных группах книдарий и возможный путь эволюции нематоцист, а также соображения о проблеме метагенеза у книдарий. Делается попытка приблизить к естественной классификацию важных микроструктур книдарий: нематоцист и склеритов. Высказывается нетрадиционный взгляд на место в системе книдарий внутриклеточного паразита *Polypodium hydriforme*. Высказываются соображения о возможности «спороношения» у низших беспозвоночных и о разных способах дробления и гастрюляции у книдарий.

Сборник рассчитан на зоологов, цитологов, цитофизиологов, эмбриологов, а также биологов широкого профиля. Он также нужен и студентам биологических факультетов.

ПРЕДИСЛОВИЕ

Познание губок и книдарий как примитивных многоклеточных животных имеет большое теоретическое значение. Оно дает возможность непосредственно приблизиться к истокам общебиологических закономерностей, с которыми связано решение таких проблем, как происхождение многоклеточности, формирование онтогенеза и его соотношение с филогенезом, вопросы колоннальности и интеграции организмов и др.

Губки и книдарии играют также важную роль в практическом отношении, поскольку их метаболиты обладают высокой физиологической активностью и могут использоваться для получения новых эффективных лекарств и биопрепаратов. Особенно примечательны в этой связи губки, содержащие большое количество разнообразных и специфических веществ, перспективных для морской фармакологии. Таковы, например, спонготимидин и спонгоуридин. Синтезированные на их основе арабиноаденин и арабиноцитозин успешно применяются в медицине в качестве противовирусного и антилейкемического препаратов. Горгонарии и альционарии оказались ценнейшими источниками простагландинов. Фотопротеины, (экворин, обелин и др.), обнаруженные у ряда люминесцирующих книдарий, используются как индикаторы избыточного кальция в клетках при ранней диагностике некоторых серьезных заболеваний.

Исключительно большое теоретическое и прикладное значение губок и книдарий требует всестороннего и углубленного их изучения. Естественно, что поставленной цели нельзя достичь без освоения в первую очередь фауны этих животных. Фаунистические и биогеографические исследования традиционно и издавна проводятся в Зоологическом институте АН СССР. Региональные сводки и определители, опубликованные по губкам (4 монографии) и книдариям (7 монографий) свидетельствуют о том, что проделана большая работа в области первичной инвентаризации отечественной фауны. Дальнейшие усилия в этом направлении, очевидно, будут связаны с некоторыми дополнениями, исправлениями и детализацией полученных результатов, а также в написании фаунистических сводок по ряду пока еще не охваченных групп, в частности по Anthozoa.

Последние десятилетия немало внимания уделяется и другим аспектам изучения губок и книдарий, а именно их цитологии, эмбриологии, физиологии и экологии. Первые итоги работы по книдариям в названных направлениях были опубликованы в сборнике «Теоретическое и практическое значение кишечнополостных» (1980). Статьи, собранные в этой книге безвременно ушедшим из жизни Донатом Владимировичем Наумовым, отражают лишь начальные этапы исследования.

В настоящее время заметно расширился круг специалистов, занимающихся изучением низших беспозвоночных. Так, в Ленинградском университете интенсивно исследуются половые и соматические морфогенезы у губок и книдарий. В Московском университете акцент делается на изучение морфофизиологических процессов у гидроидных полипов. Во Владивостоке проводятся работы по изучению особенностей формообразования у гидроидных и главным образом коралловых полипов, а также по изучению кораллового рифа как особой экосистемы.

Вместе с тем давно чувствуется необходимость в пересмотре многих устаревших, недостаточно разработанных или спорных представлений, касающихся низших беспозвоночных и имеющих отношение к таким вопросам, как проблема индивидуальности, специфика вида, особенности волюции у низших многоклеточных и др. В какой-то степени это нашло отражение в некоторых статьях настоящего сборника, содержащего работы как частного, так и общего порядка.

Спонгиологический раздел сборника (6 статей) посвящен преимущественно эмбриологии губок, происхождению у них половых клеток, своеобразию оплодотворения у известковых губок, а также интересным данным о различном устройстве корешковой системы кинетосомы жгутиков у личиночных клеток и хоаноцитов. Теоретический интерес представляют статьи, обсуждающие особенности организации, развитие индивидуальности и становление индивида у губок.

Книдарнологические работы (15 статей) занимают большую часть сборника. Значительное место отведено изложению новых представлений, касающихся метагенеза и возможных путей исторического развития основных групп книдарий, классификации книдома и его волюции. Помимо того, рассматриваются результаты морфофизиологического изучения ростовых пульсаций у гидроидных полипов. Обсуждаются особенности функционирования распределительной системы в колониях гидроидных полипов, специфика их питания и зависимость поведения колоний от особенностей гидродинамики. Представляют интерес данные об индивидуальных вариациях эмбрионального развития у книдарий и полемическая статья о возможном существовании спорношения у низших беспозвоночных. Обсуждается феномен биолюминесценции у кишечнополостных. Излагается оригинальный взгляд на место *Polypodium hydriforme* (паразита икры осетро-

вых рыб) в общей системе кишечнополостных. Делается попытка создания новой классификации склеритов восьмилучевых кораллов.

В силу ограниченности объема данный сборник отражает не все направления, по которым ведутся исследования губок и кишечнополостных в нашей стране, а лишь наиболее интересные из них, однако в целом он, очевидно, дает достаточно правильное представление о положении дел в обсуждаемом направлении науки.

В процессе комплектования сборника у составителей сложилось мнение о необходимости и в дальнейшем периодически готовить подобные выпуски, отражающие различные направления и этапы работы по изучению низших беспозвоночных. Это тем более важно сейчас, когда губками и кишечнополостными начали заниматься в различных учреждениях страны, что требует четкой координации исследований.

В. М. Колтун, С. Д. Степаньянц

P R E F A C E

Study of sponges and cnidarians as primitive multicellular animals is of great theoretical importance. It allows to gain knowledge of the general biological patterns that could provide a clue to such problem as the origin of multicellular organisms, ontogenesis formation and correlation of ontogenesis with phylogenesis, coloniality and integration of organisms etc.

Porifera and Cnidaria also play an important practical role, since their metabolites possess high physiological activity and can be used in developing new efficient medicines and biodrugs. Particularly, remarkable in this respect are sponges containing a great amount of diverse and specific compounds promising for sea pharmacology. Such are for example spongothymidine and spongouridine. Arabinoadenine and arabinocytosine synthesized on their basis are being successfully used in medicine as antiviral and antileukaemia drugs. Gorgonarians and alcyonarians appeared to be the most valuable sources of prostaglandines. Photoproteins found in number of luminescent cnidarians (aequorin, obelin etc) are used as indicators of excessive calcium in cells at early diagnosis of some serious diseases.

Since Porifera and Cnidaria are of exclusively great theoretical and applied importance they require a comprehensive and profound study. Naturally this aim cannot be achieved without knowledge of the fauna of these animals. Faunistic and biogeographic investigations have been traditionally carried out at the Zoological Institute of the USSR Academy of Sciences for a long time. Regional monographs and Keys of the fauna of the USSR on sponges (4 mo-

nographs) and on cnidarians (7 monographs) published show that enormous works has been done on primary description of the USSR fauna. Further efforts in the same direction will be obviously concerned with some additions and corrections in the work done and also with preparing faunistic reviews on a number of groups not yet studied in particular on Anthozoa.

Over the few past decades considerable attention has been also focused on other aspects of Porifera and Cnidaria, namely their cytology, embryology, physiology and ecology. First results of the study of Cnidaria along the lines mentioned above were published in the volume «Theoretical and practical importance of coelenterates» (1980) Papers collected in that volume by Dr Donat Naumov who met an untimely death reflect only the initial steps of research.

At present the number of scientists dealing with the lower invertebrates has greatly increased. Thus sexual and somatic morphogenesis in sponges and cnidaries are studied intensively in Leningrad University. In Moscow University emphasis is laid on the study of morpho-physiological processes in Hydroid polyps. The growth form formation feature in hydroid polyps and mainly of coral polyps and also the coral reef as a peculiar ecosystem have been studied in Vladivostok.

A necessity has been long felt to review many obsolete insufficiently developed or debatable concepts concerning the lower invertebrates bearing relation to such questions as the individuality problem, species problem, peculiarities of the evolution of the lower multicellular animals, etc. This has been to a certain extent presented in this volume including works both on particular and general problems.

The spongiological part of the volume (6 papers) deals mainly with the embryology of sponges, the sex cells origin among them, peculiarity of the fertilization in calcareous sponges and also with the varying structure of the root system of kinetosoma of cilia in larvae cells and in choanocyts. Of the theoretical interest are papers discussing peculiarities of organization, development of individuality and formation of an individual in sponges.

Cnidariological works (15 papers) form an important part of the volume. A considerable place is given a new concept of metagenesis and possible ways of historic development of the main cnidarian groups, classification of cnidom and its evolution. Also, results of morphophysiological study of growth pulsation in hydroid polyps are studied. Peculiarities of functioning of distributive system in colonies of hydroid polyps, specificity of their feeding and dependency of behaviour of colonies on the characteristics of hydrodynamics are discussed. Data presented on the individual variations of embryonic development in cnidarians and a polemic paper on a possibility of sporogony in the lower invertebrates are of a certain interest. The phenomenon of bioluminescence

in the coelenterates is discussed. An original view is proposed on the place of *Polypodium hydriforme* (parasite of eggs of the Acipenseridae) in the general classification system of the Cnidaria. An attempt is made to create new classification of sclerites of Octocorallia.

The volume does not review all trends of research into the Porifera and Cnidaria in this Country, but only most interesting ones. On the whole it appears to give a clear view on the level of knowledge in the field of research discussed.

The compilers of the volume think it necessary to prepare in future volumes of this kind, that would reflect different trends and stages research into the lower invertebrates. This is all the more important now, when investigation on sponges and cnidarians have been undertaken by different institutions and towns of our country which requires a good coordination of the study.

V M. Koltun, S. D. Stepanjants

НАЧАЛЬНЫЕ СТАДИИ ОПЛОДОТВОРЕНИЯ БАРЕНЦЕВОМОРСКОЙ ГУБКИ *LEUCOSOLENIA COMPLICATA* MONTAGU (CALCISPONGIA, LEUCOSOLENIIIDA)

Р. П. Анакина

НИИ экспериментальной медицины АМН СССР, Ленинград

Оплодотворение у известковых губок — своеобразный процесс, осуществляющийся с помощью особой клетки-носительницы. Гатнби [69] впервые описал у *Grantia compressa* захват спермиев хоаноцитом, расположенным над яйцом, и трансформацию этого хоаноцита в клетку-носительницу. В настоящее время оплодотворение с помощью клетки-носительницы известно для ряда видов, в основном относящихся к гетероцельным губкам: *Grantia compressa* [56, 58, 59, 65], *Sycon raphanus*, *S. elegans*, *S. ciliatum*, *Leucandra aspera*, *L. nivea*, *L. gossei*, *Petrobiona massiliana* [55, 59, 60, 61, 99—118]. Среди гооцельных губок оплодотворение описано лишь у *Leucosolenia bothryoides* и *Clathrina coriacea* [60, 111, 112]. Основное внимание в перечисленных выше публикациях обращалось на взаимодействие комплекса ооцит — клетка-носительница и на способ проникновения спермиев в ооцит.

Целью настоящей работы было исследование процессов оплодотворения у бarenцевоморской губки *Leucosolenia complicata* Montagu. Работа выполнена на базе Мурманского морского биологического института.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Губки были собраны в сентябре—январе 1974, сентябре—декабре 1975 и в марте 1976 г. на литорали, в районе губы Дальнезеленецкой Баренцева моря. Репродуцирующих губок фиксировали не реже одного раза в неделю. Буна и Карнуа. Затем были приготовлены тотальные препараты и срезы (после заливки в парафин). Помимо обычных гистологических окрасок, проведены гистохимические реакции на мукополисахариды (реакция Хочкисса), суммарные белки (окраска сулемовым

раствором бромфенолового синего по Мэзю, Броверу и Олферту), липиды (окраска суданом черным В по Мак-Манусу) и на нуклеиновые кислоты (окраска галлоцанином по Эйнарсону, реакция Фльгена). Для электронной микроскопии фрагменты губок (1—2 мм³) фиксировали 3%-ным глutarальдегидом с последующей дофиксацией 1%-ной четырехокисью осмия. После обезвоживания материал заключали в араалдит. Ультратонкие срезы получали на ультратоме LKB, контрастировали их уранил ацетатом и цитратом свинца и исследовали с помощью электронного микроскопа ЭВМ-100 Л.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Исследованная губка является унисексуальным гермафродитом по типу андромонотии: на протяжении большей части своей жизни колонии продуцирует мужские гаметы, т. е. хронически находятся в состоянии сперматогенеза с порционным неоднократным выходом зрелых спермиев в спонгоцель. В сентябре губки начинают продуцировать одновременно и спермии, и ооциты. В период вителлогенеза из хоаноцитов, расположенных над ооцитами, формируется комплекс вспомогательных клеток. Хоаноциты при этом гипертрофируются, теряют воротничок и жгутик, в их ядре появляется ядрышко. Все клетки этого комплекса теснейшим образом связаны друг с другом и функционально однородны в том отношении, что каждая из них способна захватывать спермий.

Зрелые спермии губки лишены акросомы и хвоста и имеют вид сферических клеток 4.8 мкм в диаметре (рис. 1, А, *вклейка*). Основной объем спермия занимает его ядро 4.6 мкм в диаметре, образованное плотно упакованным фльген-отрицательным хроматином. В период массового выхода спермиев одна из клеток вспомогательного комплекса захватывает спермий (рис. 1, Б, *вклейка*) и *in situ* превращается в клетку-носительницу.

Преобразование поглощенного спермия в спермиоцисту сопровождается быстрым обособлением ядра спермия от белковой капсулы, которая синтезируется вокруг него в период спермиогенеза (рис. 1, В), и постепенным увеличением размеров как белковой капсулы (до 7.7 мкм в диаметре), так и ядра спермия (до 6.5 мкм в диаметре) (рис. 1, Г). Эти процессы связаны со значительным усилением интенсивности окраски бромфеноловым синим одновременно и капсулы, и ядра спермия, что может быть следствием накопления белка в этих образованиях или результатом структурной перестройки белков, входящих в состав капсулы и хроматина ядра. При формировании спермиоцисты наблюдается гипертрофия клетки-носительницы: диаметр ее увеличивается от 8.8 мкм до 19.4 мкм. Собственное ядро клетки-носительницы становится морфологически неразличимым, а в цитоплазме накапливается значительное количество массивных суданфильных гранул (рис. 2, В, *вклейка*). Одновременно увели-

чиваются размеры соседних с клеткой-носителем вспомогательных клеток (от 8.8 мкм до 11 мкм в диаметре). Обнаруженные на электрограммах тесные контакты клеток вспомогательного комплекса с клеткой-носителем (рис. 2, Г), а также их гипертрофия свидетельствуют об определенном значении этих клеток в трансформации клетки-носителя.

Оплодотворение начинается с проникновения в ооцит белковой капсулы (рис. 1, Г), которая постепенно разрушается. Параллельно происходит дальнейшее набухание ядра спермия в клетке-носителе (его диаметр увеличивается от 6.5 мкм до 9.7 мкм) и исчезновение ядрышка в зародышевом пузырьке ооцита (рис. 1, Д). Когда белковая капсула перестает выявляться на светооптическом уровне как самостоятельное образование, в ооцит проникает ядро спермия (рис. 2, А, Г), которое затем преобразуется в мужской пронуклеус. Этот процесс сопровождается постепенным ослаблением окраски на белки (ср. рис. 1, Г и 2, Б) и появлением положительной реакции Фёлгена в ядре спермия, что свидетельствует о потере белка и начавшемся разрыхлении хроматина. Проникновение мужского ядра совпадает с делением созревания в ооците. На тотальных препаратах последовательно прослежены оба деления созревания от метафазы 1 до телофазы 2.

ОБСУЖДЕНИЕ

Оплодотворение у *L. complicata*, как и у других известковых губок, происходит с помощью клетки-носителя, однако в клетку-носителя у этой губки превращается не хоаноцит, захвативший спермий, а клетка вспомогательного комплекса, формирующегося в период вителлогенеза над каждым ооцитом. Это связано с тем, что диаметр хоаноцита губки составляет 4.4—5 мкм, поэтому захватить спермий может только более крупная (8.8 мкм в диаметре) клетка вспомогательного комплекса.

Картины вхождения хвостатого спермия в хоаноцит, описанные Гатнби [70] у *Gr. compressa* и Дюбоском и Тюзом [59] у *S. raphanus*, представляются сомнительными, так как зрелые спермии вообще не известны у известковых губок. Биддер [41] наблюдал у *S. raphanus* выход в атриальную полость сферических клеток с крупным пикнотического вида ядром, окруженным тонкой прослойкой цитоплазмы. Он назвал их «dolly-cells». Биддер предполагал, что эти клетки имеют отношение к спермиям *S. raphanus*. И действительно, по своей структуре они очень похожи на зрелые спермии, обнаруженные нами у *L. complicata*. Дюбоск и Тюз [57, 59] считают «dolly-cells» высокоспециализированными питающими клетками известковых губок. Однако трудно согласиться с тем, что такие мелкие клетки, как «dolly-cells» (2 мкм в диаметре), основной объем которых занимает ядро с сильно конденсированным хроматином, а незначительное коли-

чество цитоплазмы не загружено какими-либо включениями, могут иметь значение в питании ооцита. Процесс фагоцитоза «dolly-cells» крупной питающей клеткой *S. raphanus* так, как он изображен на рисунках Добоска и Тейлора, очень напоминает вхождение спермия в клетку-носительницу, а передача «dolly-cells» из питающей клетки в цитоплазму ооцита — процесс оплодотворения.

Участие в трансформации клетки-носительницы вспомогательных клеток, кроме *L. complicata*, не описано у других известковых губок. Правда, у *S. elegans* [112] наблюдалось превращение четырех хоаноцитов, соседних с клеткой-носительницей, во вспомогательные клетки.

Белковая капсула ядра спермия, с проникновения которой в цитоплазму ооцита начинается оплодотворение, по-видимому, имеет определенное значение в том процессе, так как одновременно с ее разрушением наблюдается исчезновение ядрышка в зародышевом пузырьке ооцита. Вероятно, таким же образом происходит оплодотворение у *S. ciliatum* [99]. У этой губки отмечены 3 типа оплодотворения, однако приведенные в указанной работе фотографии отражают на самом деле последовательные стадии одного и того же процесса. На них изображены первая стадия оплодотворения — проникновение в ооцит капсулы, над которой находится ядро спермия, а в зародышевом пузырьке ооцита еще присутствует ядрышко (рис. 3 и 4, табл. 3, с. 629), и следующая стадия оплодотворения — проникновение в цитоплазму ооцита ядра спермия, когда зародышевый пузырек в ооцитах уже отсутствует, по-видимому, в связи с начавшимися делениями созревания (рис. 1 и 2, табл. 3).

Изложенный выше материал свидетельствует о необходимости дальнейших исследований процесса оплодотворения у известковых губок.

THE EARLY STAGES OF FERTILIZATION OF SPONGE *LEUCOSOLENIA COMPLICATA* MONTAGU (CALCISPONGIA, LEUCOSOLENIIDA) FROM THE BARENTS SEA

R. P. Anakina

Institute of Experimental Medicine, USSR Academy of Medical Sciences, Leningrad

The early stages of fertilization have been studied in sponge *Leucosolenia complicata* Montagu from Barents Sea on the light and ultrastructural levels. The sponge is unisexual hermaphrodite of andromonoecious type. During vitellogenesis the complex of auxiliary cells is being formed from choanocytes located above ovocytes. During fertilization any cell of this complex can seize spermium and in situ transforms into sperm-carrying cell. Transformation of seized spermium into spermicyst is connected with rapid isolation of spermium nucleus from protein capsule, which is synthesized during spermiogenesis. This process is

connected with hypertrophy of sperm-carrying cell, accumulation of sudanophilic granules in its cytoplasm and with disappearance of cell nucleus as visible formation. The fertilization begins with penetration of protein capsule into cytoplasm of ovocyte and only after that the spermium nucleus penetrates into ovocyte.

ВИДОВОЙ СОСТАВ И НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ БЕЛОМОРСКИХ ЭПИБИОНТНЫХ ГУБОК

А. В. Ересковский, М. М. Семенова

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

Губки, как и ряд других бентосных организмов, при дефиците пригодного для поселения субстрата прибегают к эпипиозу [37, 40, 50]. Этой стороне исследования экологии губок, населяющих арктические моря, до сих пор не уделялось специального внимания. В данной статье содержатся первые результаты изучения видового состава беломорских губок-эпипионтов, а также их встречаемости на разных глубинах и организмах-субстратах.

Материалом для работы послужили коллекции, хранящиеся в Зоологическом институте АН СССР. Анализировались данные по обрастанию губками раковин 4 видов двустворчатых моллюсков (*Modiolus modiolus*, *Mytilus edulis*, *Elliptica elliptica*, *Chlamys islandicus*), 2 видов усногих раков (*Balanus balanus*, *B. crenatus*), 2 видов асцидий (*Styela rustica*, *Boltenia echinata*) и нескольких видов гидрондных полипов. Принимались во внимание лишь случаи нахождения губок на поверхности живых организмов. Список видов губок приведен в таблице.

Как показал проведенный анализ, представители четырехлучевых и кремнероговых губок (класс Demospongiae) значительно преобладают в качестве эпипионтов над известковыми (класс Calcispongiae), что отражает общее соотношение тех и других в Белом море (см. табл.). Почти все встреченные нами известковые губки обнаружены на одиночных асцидиях, где они доминируют над кремнероговыми (если не считать нахождения 12 особей *Halisarca dujardini* на 1 экз. *Styela rustica*). Полученные данные не согласуются с результатами исследования эпипионтов средиземноморских асцидий, на которых были отмечены лишь демоспонгии [40].

Среди эпипионтов представители подкласса Ceractionomorpha преобладают над губками подкласса Tetractinomorpha как по числу видов (21 и 4, соответственно), так и по встречаемости (первые составляют 91%, вторые — 9%). Причиной этого, вероятно, следует считать более узкую специализацию четырехлучевых губок по отношению к органическому субстрату. Кроме того, может иметь значение и низкая расселительная способность

Список видов губок-эпибионтов различных организмов

№ п/п	Вид губок	Субстрат							
		<i>Modio- lus modio- lus</i>	<i>Myti- lus edulis</i>	<i>Ellip- tica ellip- tica</i>	<i>Chla- mys islan- dicus</i>	<i>Bala- nus bala- nus</i>	<i>Bala- nus crena- tus</i>		Hyd- rozoa
Кл. Calcispongiae									
1	<i>Leucosolenia complicata</i>	+	—	—	—	+	—	—	+
2	<i>Grantessa kükenthali</i>	—	—	—	—	—	—	+	—
3	<i>Sycon sp.</i>	—	—	—	+	—	—	+	—
4	<i>Clathrina blanca</i>	—	—	—	—	—	—	+	—
Кл. Demospongiae									
П/кл. Ceractinomorpha									
Отр. Poecilosclerida									
5	<i>Myxilla incrustans</i>	+	—	—	+	+	—	—	—
6	<i>Iophon piceus</i>	—	—	—	—	+	—	—	—
7	<i>Microciona armata</i>	+	—	+	+	+	+	—	—
8	<i>Microciona heterotoxa</i>	+	—	—	+	+	+	—	—
9	<i>Hymedesmia irregularis</i>	—	—	—	—	+	+	—	—
10	<i>Hymedesmia platychela</i>	—	—	—	—	+	—	—	—
11	<i>Hymedesmia sp. 1</i>	+	—	—	—	+	—	—	—
12	<i>Hymedesmia sp. 2</i>	+	—	—	—	—	+	—	—
13	<i>Hymedesmia sp. 3</i>	—	—	—	—	—	+	—	—
14	<i>Crellomima imparidens</i>	+	—	+	—	+	—	—	—
15	<i>Plocamia ambigua</i>	+	—	—	+	—	—	—	—
16	<i>Mycale lobata</i>	—	+	—	—	—	—	+	+
17	<i>Mycale thaumatochela</i>	—	—	—	+	—	—	—	—
18	<i>Esperiopsis typichela</i>	—	—	—	+	—	—	—	—
Отр. Haplosclerida									
19	<i>Gellius jugosus</i>	+	—	—	—	+	+	—	—
20	<i>Haliclona sp.</i>	+	+	—	+	+	—	+	—
21	<i>Haliclona gracilis</i>	—	—	—	—	—	—	+	+
Отр. Halichondriida									
22	<i>Halichondria panicea</i>	+	+	—	+	+	+	+	+
23	<i>Halichondria sitiens</i>	+	—	—	—	+	—	+	+
Отр. Dendroceratida									
24	<i>Halisarca dujardini</i>	—	+	—	—	—	—	+	—
25	<i>Aplysilla glacialis</i>	—	—	—	—	+	—	—	—
П/кл. Tetractinomorpha									
26	<i>Terpios fugax</i>	+	+	+	—	—	+	—	—
27	<i>Polymastia mammillaris</i>	—	—	—	—	+	—	—	—
28	<i>Pseudosuberites carnosus</i>	—	—	—		+	—	—	—
29	<i>Cliona vastifica</i>	—	—	+	—	+	—	—	—

Tetractinomorpha вследствие присущих им яйцерождения и бесполого размножения по типу почкования. Выброшенные яйца и отделившиеся почки не способны к самостоятельному распространению на значительные расстояния в отличие от активно плавающих личинок Ceractinomorpha.

В пределах подкласса Ceractinomorpha соотношение эпибионтов из различных отрядов следующее: Poecilosclerida — 61%, Halichondriida — 26%, Haplosclerida — 7%, Dendroceratida — 6%. Губки отряда Poecilosclerida чаще других встречаются на усоногих раках, двустворчатых моллюсках и кишечнополостных не только в Белом море, но и в других акваториях [37, 24, 38, 100, 106]. Многие виды этого отряда обитают преимущественно на створках усоногих раков, однако *Myxilla incrustans*, *Microciona armata*, *Plocamia ambigua*, *Esperiopsis typichela* предпочитают раковины *Chlamys islandicus*, *Mycale lobata* отмечена почти исключительно на гидроидах, где этот вид доминирует среди других эпибионтов.

Соотношение корковых и комковидных губок класса Demospongiae, встреченных на моллюсках и белянусах, 5:1 (рис. 1)

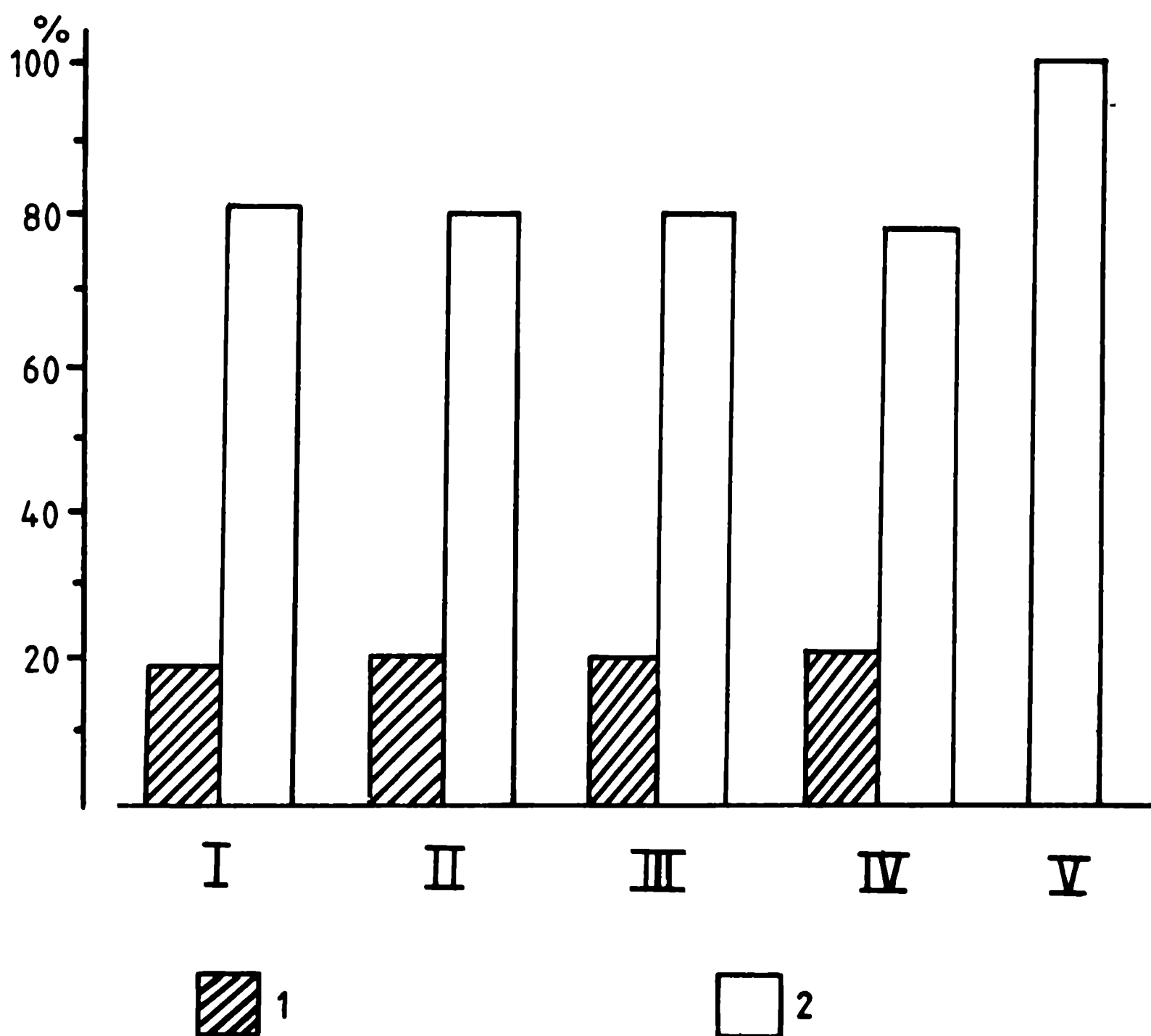


Рис. 1. Соотношение корковых и комковидных форм губок на различных организмах-субстратах (в %):

I — *Mytilus edulis*; II — *Modiolus modiolus*; III — *Chlamys islandicus*; IV — *Balanus sp.* V — *Elliptica elliptica*, 1 — комковидные; 2 — корковые

Распределение этих форм в пределах подкласса Ceractinomorpha показывает, что корковых губок в отрядах Poecilosclerida, Halichondriida и Harposclerida значительно больше, чем комковидных. Виды, относящиеся к этим отрядам, редко бывают пленчатыми или корковыми на неорганическом субстрате, однако в качестве эпибionтов именно такие формы встречаются в 2—3 раза чаще, чем комковидные. Например, комковидные на неорганическом субстрате *Muxilla incrustans* и *Lophon piceus* при эпибioзе часто становятся корковыми. Для отмеченных нами представителей отряда Dendroceratida (*Halisarca dujardini* и *Aplysilla glacialis*) вообще не свойственна корковая форма тела.

Анализ зависимости обрастания губками организмов-субстратов от глубины их обитания выявил, что наибольшее число эпибionтов приходится на диапазон глубин 10—55 м. На эти же глубины приходится максимальное число неэпибionтных губок [12]

Результаты изучения зависимости частоты встречаемости эпибionтных губок от длины раковины 3 видов моллюсков (*Modiolus modiolus*, *Mytilus edulis* и *Elliptica elliptica*) представлены на рис. 2. В целом для всех 3 видов интенсивность обрастания увеличивается прямо пропорционально росту раковин этих моллюсков, но до определенной длины, а затем падает.

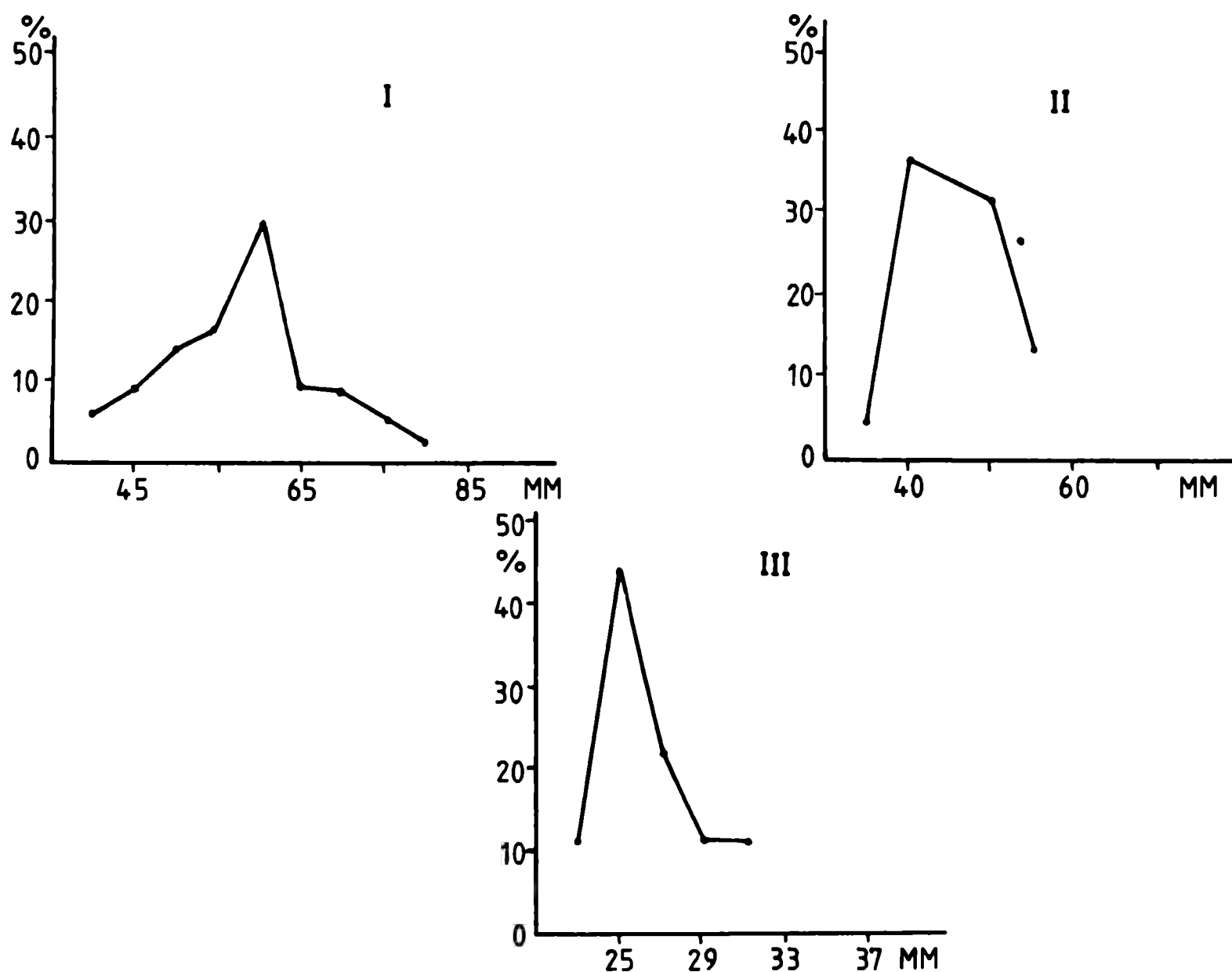


Рис. 2. Зависимость встречаемости губок-эпибionтов от длины раковины моллюсков-субстратов:

I — *Modiolus modiolus*; II — *Mytilus edulis*; III — *Elliptica elliptica* По оси абсцисс раковины, мм; по оси ординат встречаемость губок, %

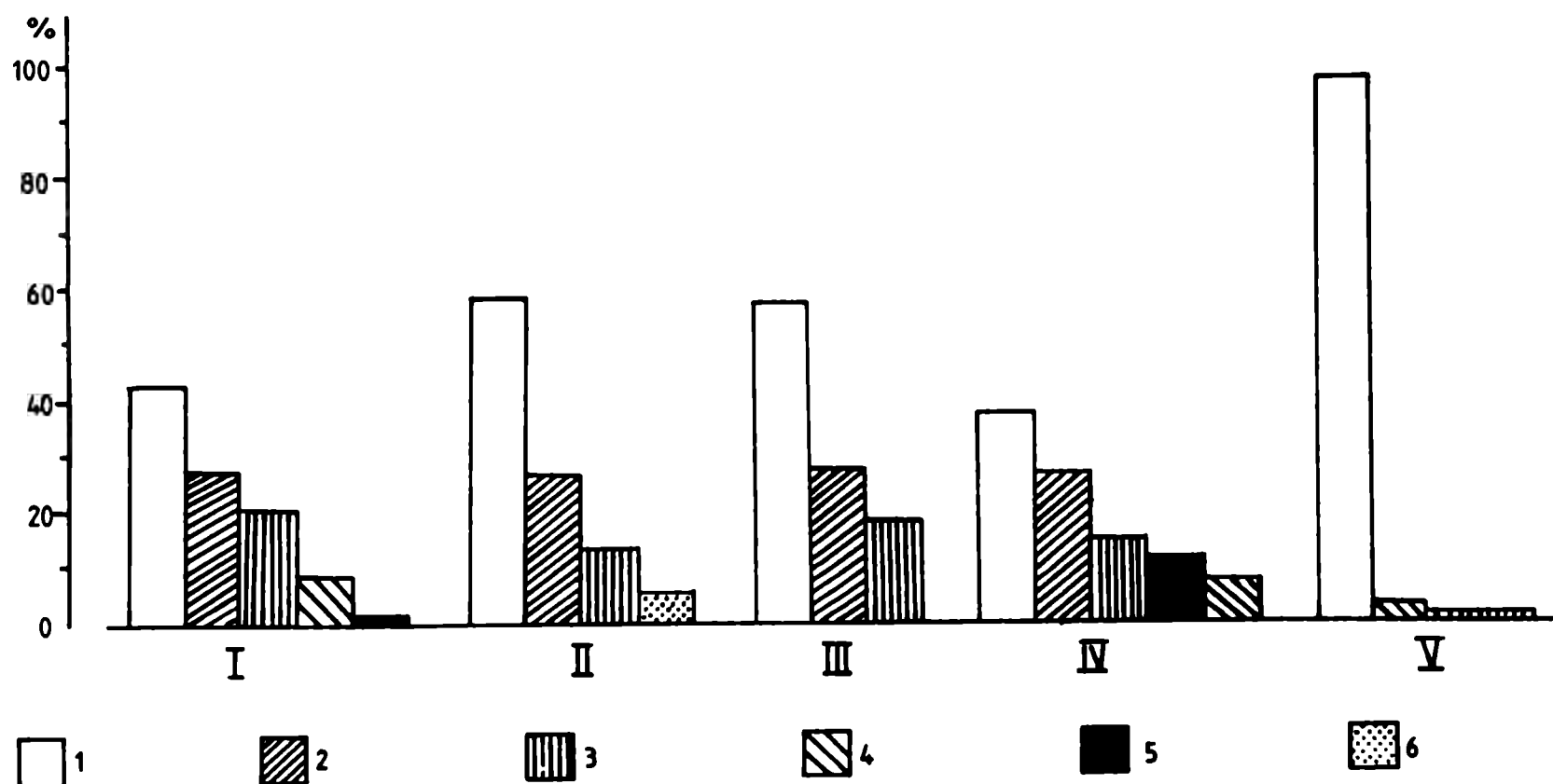


Рис. 3. Соотношение губок и ассоциирующих с ними эпибионтов на различных организмах-субстратах (в %):

I — *Modiolus modiolus*; II — *Elliptica elliptica*; III — *Mytilus edulis*; IV — *Chlamys islandicus*; V — *Balanus* sp. 1 — *Porifera*; 2 — *Balanus*; 3 — *Hydrozoa*; 4 — *Bryozoa*; 5 — *Spirorbis*; 6 — *Lithothamnion*

На рис. 3 показано соотношение организмов-обрастателей, находящихся на живом субстрате вместе с губками. Наиболее часто встречаются баянусы и мшанки, что совпадает с данными по обрастанию тех же видов моллюсков в Онежском заливе Белого моря [32]. О высокой конкурентоспособности губок, поселяющихся на раковинах моллюсков, свидетельствует тот факт, что почти в 70% случаев они обрастали соседствующими с ними баянусов и мшанок, что приводило к гибели последних.

ВЫВОДЫ

1. При изучении коллекционного материала из Белого моря обнаружены 29 видов эпибионтных губок, обитающих на представителях 8 видов бентосных беспозвоночных.

2. Доминирующими губками-эпибионтами оказались представители отряда Poecilosclerida.

3. Характерной для эпибионтных губок является корковая форма тела.

4. Наибольшая интенсивность эпибиоза приходится на диапазон глубин 10—55 м, с максимумом на глубинах 10—25 м.

SPECIES COMPOSITION AND SOME PECULIARITIES OF ECOLOGY OF WHITE SEA EPIBIOTIC SPONGES

A. V. Ereskovsky, M. M. Semyonova

Zoological Institute, USSR Academy of Sciences, Leningrad

Species diversity and distribution of epibiotic sponges, which live on Bivalvia (*Modiolus modiolus*, *Mytilus edulis*, *Chlamys islandicus*, *Elliptica elliptica*), Cirripedia (*Balanus balanus*, *B. crenatus*), Ascidia (*Boltenia echinata*, *Styela*

rustica) and Hydrozoa, were investigated in White Sea. The population of the epibiotic sponges consists of 29 species. The Demosponges (from order Poecilosclerida) constitute more than 61% of the total number of species. The dependence between some taxonomic groups of sponges and their definite hosts was found. Most of Demosponges normally have an erect form. Their form reduces into crusting when they overgrow shells of molluscs and barnacles. Form ratio between them is 7:3. Maximal number of organisms overgrown by sponges, occurs on depth interval from 10 to 25 m. The frequency of epibiont occurrence depending of shell-length of *M. modiolus*, *M. edulis* and *E. elliptica* was studied.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ПОЛОВЫХ КЛЕТОК И ПРОБЛЕМА «ЗАРОДЫШЕВОГО ПУТИ» У ГУБОК

С. М. Ефремова

Ленинградский государственный университет

Вопрос о происхождении половых клеток ставился на протяжении более чем столетней истории изучения гаметогенеза у губок. Краткий, но исчерпывающий обзор фактов, полученных до 60-х годов нашего века с помощью световой микроскопии, дан Тюз [113]. Эти факты противоречивы, что в большой степени обусловлено отсутствием у губок гонад и диффузным расположением гамет. На ранних стадиях развития гонии и гаметы подвижны до тех пор, пока не оказываются в плену оболочек из материнских клеток (Demospongiae), либо не приобретают крупных размеров, ограничивающих свободное их перемещение (Calcarea). К тому же морфологическая организация и клеточный состав губок имеют лишь кажущуюся простоту и однородность. Так, у рода *Reniera* Тюз [110] описывает 10 типов клеток, из которых 3 (экзо-, эндопинакциты и хоаноциты) образуют пограничные слои губки и 7 насчитывается в мезохиле. Подвижность клеток мезохилия, переходные формы дифференцировки амебоцитов при формировании скелета, образовании секреторных клеток, физиологической регенерации покровных тканей и хоаноцитов создают калейдоскоп клеточных элементов, все разнообразие которых можно, однако, свести к немногим исходным типам. В простейшем случае у губок *Oscarella* и *Clathrina* таких типов клеток два: пинакциты и хоаноциты [76, 84]. У большинства же губок выделяют три основные клеточные категории: пинакциты, хоаноциты и археоциты, или ядрышковые амебоциты [83]. Каждая из них в разное время и разными авторами рассматривалась как источник половых клеток.

Бороевич [43] высказал мнение, что пинакциты известковых губок могут трансформироваться в гонии, и дал свою интерпретацию данным Хаджи [43], полагая, что «недифференцированные клетки» мезохилия, из которых Хаджи выводит гонии, есть не что

иное как преобразованные пинакоциты. Это оригинальное представление в дальнейшем не было подтверждено.

Возникновение как женских, так и мужских половых клеток из амебоцитов мезохилия описано у всех основных групп губок [113]. Отметим здесь, что по данным Мааса [88] и Хаммера [74] родоначальники женских гамет появляются рано в эмбриональном развитии известковых губок и имеют вид грубозернистых амебоцитов. В недавнее время развитие гамет из особой категории ядрышковых амебоцитов с базофильной цитоплазмой и крупным ядром описано Брианом [46] у пресноводной африканской губки *Potamolepis stendelli*, М. А. Гуреевой [9] у пресноводной *Baikalospongia bacillifera* и Л. В. Ивановой [22] у морской губки *Hali-chondria panicea*. Двойственная природа происхождения мужских и женских половых клеток (оогонии — из амебоцитов, сперматогонии — из хоаноцитов) показано Лево [81, 82], изучавшей губки семейства Spongillidae (бадяги).

Светооптические данные, свидетельствующие о хоаноцитном происхождении оогониев и сперматогониев, многочисленны [113], и в последние годы с развитием электронной микроскопии именно они получили убедительное подтверждение. Первое же электронно-микроскопическое исследование сперматогенеза, выполненное на губке *Aplysilla rosea* [116], позволило доказать правильность сделанных ранее наблюдений [114, 115], согласно которым все хоаноциты жгутиковой камеры преобразуются в мужские половые клетки *in situ*, и детализировать процесс их развития. Хоаноциты *A. rosea* утрачивают связь с основным веществом мезохилия и мигрируют в просвет камеры; их воротнички дегенерируют, тело клеток удлиняется в апико-базальном направлении и подвергается плазмотомии с отделением безъядерной части. В ядрах сперматоцитов I выявляются синаптонемные комплексы между конъюгирующими хромосомами.

У губки *Suberites* наблюдается несколько иная последовательность превращения хоаноцитов в сперматогонии [52]. Вначале происходит рост ядра и цитоплазмы у небольших групп хоаноцитов жгутиковой камеры и исчезновение жгутика у воротничка. В ядрах хоаноцитов появляется крупное ядрышко. Клетки погружаются в мезохиль, митотически делятся и окружаются фолликулярной оболочкой из ядрышковых амебоцитов. В образованных таким образом цистах клетки претерпевают два деления созревания и преобразуются в спермии. Электронно-микроскопические исследования сперматогенеза, выполненные на реликтовой губке *Neocoelia crypta* с арагонитовым бесспикульным скелетом [119] и на роговой губке *Spongia officinalis* [64], также свидетельствуют о хоаноцитном происхождении сперматогониев. Это же показано светооптическими исследованиями на некоторых морских и пресноводных губках [94, 17].

При формировании оогониев у *Suberites massa* происходят те же самые процессы преобразования хоаноцитов, что и при образо-

вании сперматогониев: увеличивается ядерно-плазменное отношение и размеры ядрышка в ядре, исчезают воротничок и жгутик, хоаноцит выходит из жгутиковой камеры в мезохиль, где начинается его интенсивный рост [53]. Сходным образом протекает развитие оогониев у губок *Myxilla incrustans* и *Lophon piceus* [16]. У бесскелетной губки *Halisarca dujardini* преемственность ооцитов от хоаноцитов проявляется в одинаковой конфигурации ядра и наличии «слоистых включений» в цитоплазме [30]. У женских половозрелых особей байкальских губок обнаружены хоаноциты с повышенным содержанием в цитоплазме липидных гранул, характерных для ооцитов, и выселение оогониев с увеличенным ядерно-плазменным отношением в просвет жгутиковых камер, а затем в мезохиль [3].

Можно согласиться с мнением Сара [98], что факты превращения в половые клетки хоаноцитов, полученные пока на немногих губках, достаточно убедительны, чтобы быть экстраполированными на весь тип Porifera за исключением, может быть, стеклянных губок, у которых хоанодерма имеет синцитиальное строение [96]. Скептические ноты, звучащие у некоторых исследователей в связи с интерпретацией цитологических картин, не кажутся обоснованными. Так, Симпсон [104] высказывает сомнение в том, что появление ядрышковых клеток в ряду хоаноцитов означает преобразование последних в оогонии, и считает, что в этом случае может иметь место дифференциация археоцитов в хоаноциты. При росте и регенерации губок действительно происходит образование групп хоанобластов из делящихся ядрышковых амебоцитов или археоцитов [122, 103, 13, 14, 121], но не последовательное включение этих клеток в камеры из дефинитивных хоаноцитов.

Возникает вопрос, почему именно хоаноциты — клетки, которые непосредственно соприкасаются с внешней средой и, следовательно, не являются хорошо защищенными от внешних воздействий, дают начало половым клеткам? В литературе давно установилось мнение, что археоциты (но не хоаноциты) губок есть резервные эмбриональные клетки, способные превращаться во все другие типы клеток, включая половые [87, 91, 11]. Плюрипотентность амебондных клеток и весьма ограниченные потенции жгутиковых клеток амфибластулы [89] и паренхимулы [42] показаны в экспериментах по культивированию соответствующих частей личинок. Искусственно созданные конгломераты амебоцитов спонгиллид преобразуются в целую губку, в то время как конгломераты диссоциированных хоаноцитов в тех же условиях культивирования погибают [33]. У личинок байкальской губки методом тимидиновой автордиографии были выявлены две популяции ядрышковых амебоцитов — делящаяся и неделящаяся [15]. Сделано предположение, что часть ядрышковых амебоцитов находится в фазе покоя G_0 : такие клетки могут входить в митотический цикл в зависимости от потребности организма в пополнении специализиро-

ванных клеток при физиологической регенерации, либо при экспериментально вызванных восстановительных процессах. В то же время все хоаноциты личинки находятся в цикле митотического деления. С археоцитами связано представление о непрерывности зародышевого пути у губок в соответствии с концепцией Нуссбаума [92] и Вейсмана [120]. Это представление поддерживали Маас [87] и Соллас [107]. Маас считал, что половые клетки у губок появляются уже у личинки и в этом видел частичное доказательство справедливости гипотезы Вейсмана. Соллас рассматривал археоциты как недифференцированные бластомеры, сохранившиеся у дефинитивной губки и обеспечивающие ее половыми клетками. Концепция непрерывного зародышевого пути у губок отстаивает в настоящее время Т. Б. Айзенштадт [2], несмотря на два противоречащих ей факта: 1) позднее определение половых клеток и 2) возникновение их из хоаноцитов. Позднее образование половых клеток происходит и в онтогенезе *Hydrozoa*, но источником их служат интерстициальные клетки, не имеющие иной функции, кроме стволовой, резервной. Этому соответствуют цитологические характеристики *i*-клеток: немногочисленные органоиды цитоплазмы, большое количество свободных рибосом, высокое ядерно-плазменное отношение [1, 108]. Наблюдаемый же у губок переход на путь половой дифференциации соматических клеток с четко очерченной гидродинамической и одновременно пищеварительной функциями, какими являются хоаноциты [95, 78, 101], не имеет аналогий в ряду других многоклеточных животных. До недавнего времени можно было сказать, однако, что сходные события — возникновение гамет из специализированных соматических клеток — имеют место у гидры. В условиях эксперимента [49] удалось осуществить регенерацию гидры из гастродермального слоя, содержащего пищеварительные и железистые клетки. Целые гидры, образовавшиеся спустя 7 недель после начала эксперимента, имели гонады. На этом основании авторами сделан вывод, что железистые клетки, выбросив секрет, становятся *i*-клетками, а те, в свою очередь, дифференцируются в нервные, стрекательные и половые клетки. Эти данные не были подтверждены в дальнейшем. Так называемые эпителиальные гидры, у которых под действием колхицина элиминированы все клетки и сохраняются лишь эпителиальные и железистые, размножаются только бесполом путем [90]. Смед и Тардент [105] производили диссоциацию клеток эпидермы эпителиальных гидр и гастродермы нормальных. Гидры, регенерировавшие в результате агрегации смешанных клеток, практически не содержали *i*-клеток, но имели в своем составе 42.6% железистых клеток. Популяция *i*-клеток не восстанавливалась в течение 2 месяцев. По мнению авторов, железистые клетки составляют независимую от *i*-клеток самообновляющуюся линию. Заслуживают внимания также данные, согласно которым среди стволовых интерстициальных клеток существует субпопуляция клеток, способных лишь к половой дифференцировке [86].

В свете этих данных губки действительно стоят особняком от других Metazoa. Хоаноциты губок никак нельзя назвать «недифференцированными клетками». Они имеют черты высокой протозойной дифференциации, роднящей их с Choanoflagellata: наличие микроворсинок воротничка с продольными тонофиламентами, жгутика с выростами, имеющими сходство с мастигонемами, строгой упорядоченности в расположении кинетосомы, аппарата Гольджи, ядра [36]. А. А. Заварзин [19] называет хоаноциты губок «сложно-дифференцированными» (с. 100).

• Концепция непрерывного зародышевого пути основана на представлении о зародышевой плазме, которая препятствует соматической дифференцировке клеток, ее содержащих, и определяет их половую дифференциацию. Наличие таких специфических участков цитоплазмы яйца подтверждено экспериментально на насекомых и амфибиях [8, 123, 93, 109]. У дрозофилы выявлены различия в транскрипционной активности ядер бластодермы и полярных клеток; эти различия связывают с ингибиторной ролью цитоплазмы полярных клеток [79]. В цитоплазме ооцитов губок есть структуры, соответствующие детерминантам (или маркерам) половых клеток, найденным у многих животных [2]. Это — скопления тонковолокнистого материала ядерной природы, часто окруженные митохондриями. Они обнаружены на светооптическом уровне в ооцитах *Reniera elegans* [111] и *Petrobiona massiliana* [118] и с помощью электронного микроскопа в ооцитах *Suberites massa* [53], *Verongia aerophoba* [68], *Grantia compressa* [66], *Swartchewskia papyracea* [3].

Являются ли такие структуры причиной или следствием половой дифференциации клеток — не известно. Т. Б. Айзенштадт [1] рассматривает эти образования как вторичные, считая их появление результатом воздействия на ядро со стороны специфических компонентов зародышевой плазмы. Однако, если выделение такого материала из ядра есть «морфологическое выражение репрессии генома» [2], с которой связана протекторная функция зародышевой плазмы, то очевидно, что у цитоплазмы хоаноцитов такой функции нет. Можно думать вслед за Тюзе [113], что сам факт происхождения половых клеток из хоаноцитов ставит под сомнение верность концепции непрерывности зародышевого пути применительно к губкам. Этому, на наш взгляд, не противоречат данные, свидетельствующие о пластичности хоаноцитов, например, при соматическом эмбриогенезе [25] или в процессе нормальной жизнедеятельности губок. Так, у *Plakina trilopha* обнаружено превращение *in situ* хоаноцитов в клетки с включениями белкового типа [54]. «Серые клетки» с электронноплотными гранулами и депо гликогена могут возникать из жгутиковых клеток личинки *Hamigera hamigera* [45]. Эти факты редки, но они свидетельствуют о способности хоаноцитов к трансдифференцировке. Как явление трансдифференцировки, а не дифференциации стволовых клеток можно трактовать и образование половых клеток из хоаноцитов.

В настоящее время важной задачей представляются поиски факторов, вызывающих это явление. Не исключено, что механизмы его осуществления сходны с теми, которые лежат в основе смены бесполого и полового поколений у одноклеточных Eukariota.

THE ORIGIN OF THE GERM CELLS AND THE PROBLEM OF GERMINAL WAY IN SPOGES

S. M. Efremova

Leningrad State University

The review of the data, concerning the origin of germ cells in sponges is presented. The more convincing are the ones that testify to the germ cells development from the choanocytes. High degree of choanocyte somatic differentiation in comparison with *i*-cells of Hydrozoa (the stem cells for the gametes) does not allow to consider the choanocyte as a bearer of egg inherited germ plasm. The development of germ cells from the choanocytes is regarded as its transdifferentiation whose stimuli are unknown.

ДУАЛИЗМ СТРОЕНИЯ КОРЕШКОВОЙ СИСТЕМЫ КИНЕТОСОМ ЖГУТИКОВЫХ КЛЕТОК ЛИЧИНКИ И ХОАНОЦИТОВ У ГУБОК

С. М. Ефремова, А. Н. Суходольская, Н. П. Алексеева

Ленинградский государственный университет

Развитие метода электронной микроскопии позволило выявить закономерности строения корешковой системы кинетосомы жгутиков у простейших и многоклеточных организмов, выделив три ее варианта. Они характеризуются различным цитоскелетом: 1) из радиальных микротрубочек и исчерченного корневого волоска, 2) из микротрубочек, 3) из поперечно-исчерченных филаментов. Корешковую систему кинетосомы считают достаточно консервативной, чтобы использовать ее, наряду с другими признаками, для установления филогенетических связей жгутиконосцев между собой и с многоклеточными организмами. Такой подход позволил сделать вывод о независимом происхождении губок и других Metazoa. При этом губки считаются близкими к хоанофлагеллятам, а остальные многоклеточные — к Prasinomonada. Основанием для этого служит сходство корешковой системы жгутиков у хоаноцитов и хоанофлагеллят и наличие только поперечно-исчерченных филаментов, ассоциированных с кинетосомами, у других Metazoa [35]

Нами изучена тонкая структура поверхностных жгутиковых клеток личинок и хоаноцитов взрослых форм у байкальских губок

и спонгиллид. В качестве фиксатора применялась четырехокись осмия на какодилатном буфере.

Кинетосома жгутиковых клеток личинки состоит из 9 триплетов микротрубочек, перпендикулярно к ней располагается дополнительная центриоль (рис. 1, *вклейка*). На границе между кинетосомой и жгутиком от нее отходят поперечные филаменты, связывающие кинетосому с поверхностной мембраной. Сателлит в виде полого цилиндра находится на расстоянии 250 Å от кинетосомы. Система связанных с сателлитом микротрубочек на наших электронограммах не выявлена. От кинетосомы со стороны, противоположной сателлиту, отходит латеральный пучок микрофиламентов разной длины, который на продольном срезе через кинетосому расширяется в дистальной части, а на поперечном — постепенно сужается. Длина пучка — 0.5—0.9 мкм. Пучки микрофиламентов отходят также от дополнительной центриоли. Корешковая система кинетосомы хоаноцита представлена микротрубочками (рис. 2, *вклейка*), располагающимися перпендикулярно ее длинной оси. Пучки латеральных микрофиламентов у кинетосомы жгутика отмечены в клетках личинок кремнегубки *Hamigera hamigera* [45] и известковой губки *Grantia compressa* [67]. Такие же пучки видны на электронограммах клеток личинки известковой губки *Ascandra falcata* [43], однако автором данной работы они рассматриваются как микротрубочки. У пресноводных губок нет преемственности между жгутиковыми клетками личинок и хоаноцитами (48, 4), но это явление вторичное. Наличие пучков микрофиламентов, связанных с кинетосомой жгутиковых клеток личинок морских губок, где показана инверсия зародышевых листков [51, 42], может свидетельствовать о лабильности корешковой системы и о преобразовании ее у хоаноцитов. В то же время такие пучки можно рассматривать как несовершенную попытку формирования корневой нити кинетосомы в системе клеточного органа движения.

Таким образом, дуализм в строении корешковой системы жгутиковых клеток не дает оснований для противопоставления губок другим Metazoa.

THE DIFFERENT STRUCTURE OF KINETOSOME ROOTLET SYSTEMS IN FLAGELLATED CELLS OF THE LARVAE AND THE CHOANOCYTES OF SPONGES

S. M. Efremova, A. N. Sukhodolskaya, N. P. Alekseeva

Leningrad State University

The rootlet system complex of the surface flagellated cells of sponges larvae is represented by the bundles of microfilaments this feature differs them from the choanocytes of sponges and to Choanoflagellata, where kinetosome of flagellum is associated with microtubules. The distinct structure of the kinetosome rootlet system of sponges cells make it unjust to oppose the sponges to other Metazoa.

РАЗВИТИЕ ИНДИВИДУАЛЬНОСТИ И СТАНОВЛЕНИЕ ИНДИВИДА У ГУБОК

В. М. Колтун

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

Пожалуй, ни в одной группе животных вопрос об индивидуальности не служит предметом столь разноречивых толкований и непрекращающихся дискуссий, как это имеет место у губок. Причина такого положения кроется, видимо, отчасти в недоговоренности относительно того, что следует понимать под терминами «индивидуальность» и «индивид», но главным образом в особой природе самих губок, требующей нестандартного подхода к трактовке у них рассматриваемого явления.

Вполне справедливо считают, что индивидуальность есть свойство организма обладать признаками уникальности и неповторимости. Однако такое определение формально и недостаточно для понимания ее сущности. Черты самобытности организма, их формирование и проявление возможны лишь в процессе его жизнедеятельности, в результате взаимодействия с внешней средой, поэтому под индивидуальностью подразумевается не только единичное, уникальное и неповторимое, присущее данному организму, но и общие признаки, свойственные ему как представителю некоего множества, т. е. вида. Иными словами, понятие индивидуальности предполагает целостное восприятие организма, а это значит, что индивидуальность самым тесным образом сопряжена с таким явлением как целостность. Чем выше целостность, тем более развита индивидуальность [31]. Ее становление и развитие связаны с возникновением и эволюцией организмов, их усложнением, возрастанием степени и уровня интеграции. Отсюда ясно, что нет организма, даже крайне слабо целостного, который был бы абсолютно лишен индивидуальности. Но далеко не всякий организм можно назвать индивидом. В то время как индивидуальность есть сущность, содержание любого организма, индивид — это особая его форма, которая характеризуется прежде всего неделимостью, обусловленной соответствующим уровнем ее морфофункционального единства. Неделимость индивида понимается здесь в том смысле, что его нельзя разделить таким образом, чтобы каждая часть сохранила структуру полноценного организма. Понятие «индивид» отражает очень важную веху в эволюции многоклеточных животных. Пройдя предварительный этап становления и только достигнув состояния индивида, организм получает возможность существенного прогрессивного развития и преобразования.

Если индивидуальность формируется и проявляется в процессе жизнедеятельности, то индивид, его морфология, определяется типом связи с внешней средой, способом жизненных отправлений.

Большинству многоклеточных животных, так называемым Eumetazoa, свойствен централизованный принцип жизнедеятельности, и индивид их, соответственно, представлен организмом, прямая связь которого с окружающей средой осуществляется через единственное входное отверстие. Губки относятся к другому подцарству животных, а именно к Parazoa, которое отличается децентрализованным способом жизненных отправлений. Их организм имеет множественную прямую связь с внешней средой, что достигается благодаря многочисленным порам, ведущим в систему разветвленных каналов, пронизывающую все тело и заканчивающуюся выводным отверстием, т. е. оскулюмом. Совершенно различные принципы жизнедеятельности вызывают появление диаметрально противоположных центров индивидуализации: у Eumetazoa — ротовое отверстие, у Parazoa — оскулюм, аналог порошицы Eumetazoa. Таким образом, у Parazoa в качестве индивида оказывается организм с одним оскулюмом.

Правильное представление об индивидуальности, характере ее развития имеет важное значение для обоснования и выработки общего подхода к изучению и познанию губок. Между тем, в данном вопросе до сих пор преобладают крайние суждения, в связи с чем по разному трактуется морфология губок. Согласно точке зрения, которая берет начало с высказываний таких зоологов прошлого, как Дюжарден [62] и Либеркюн [85], наличие колониальных губок полностью отрицается. Этот взгляд сравнительно недавно получил энергичную поддержку со стороны ряда ведущих современных спонгиологов [117, 75]. По их мнению образование оскулюмов, а также разветвленных асконоидных и других губок происходит в результате обычного роста, а не как следствие незавершенного бесполого размножения, поэтому индивидом предлагается считать «всякую анатомически изолированную и функционально автономную губку» независимо от количества имеющихся у нее оскулюмов, или просто «губочную субстанцию, ограниченную единой пинакодермой» [44]. Противоположная точка зрения заключается в утверждении, что большинство губок — колониальные организмы. Всякая губка с несколькими или многими оскулюмами рассматривается как колония, а за зооид принимается участок тела с одним оскулюмом [34]. Такое определение структуры губок было сформировано еще во времена Геккеля и до сих пор пользуется наибольшей популярностью среди зоологов [102, 73, 91, 7, 72, 47]. Справедливости ради следует отметить, что каждая из этих двух точек зрения в какой-то степени отражает суть обсуждаемого явления, но не охватывает его полностью. Если первая явно преуменьшает, то вторая склонна преувеличивать уровень развития индивидуальности у губок. К такому выводу можно прийти, если в полной мере учитывать специфику этих организмов.

Своеобразие губок заключается в очень низком уровне целостности и интеграции, что в сочетании с децентрализованным

способом жизненных отправлений обуславливает особую их природу как примитивных многоклеточных. У них нет еще настоящих тканей и органов, а клетки тела обладают большой самостоятельностью, способностью к дедифференциации. Губки во многом сохранили свойства, отражающие начальные этапы развития многоклеточных животных. Состояния и процессы, которые у более продвинутых в эволюционном отношении беспозвоночных имеют относительно стабильный и достаточно оформленный характер, отличаются у губок особым динамизмом, неопределенностью, плохо очерченными границами. Сплошь и рядом родственные, но качественно различные явления у губок очень сближены, только еще начинают обособляться и нередко обнаруживаются лишь в виде более или менее выраженной тенденции. Эта специфика губок требует изучения организма и всех его свойств прежде всего и главным образом в развитии, в динамике.

Чтобы получить более точное представление об индивидуальности губок, необходимо, сообразуясь с вышеизложенными их особенностями, хотя бы бегло рассмотреть существующее разнообразие этих организмов и наблюдаемые у них эволюционные тенденции. Этот анализ целесообразно начать с самых примитивных форм, обладающих крайне низким уровнем целостности и, соответственно, индивидуальности. Таковы многочисленные губки, представленные аморфными организмами, имеющими вид пленчатых, корковых, подушковидных, массивных, массивно-лопастных и прочих образований неопределенной формы, снабженных различным числом оскулюмов (рис. 1, А—В). Подобные многооскулюмные губки, разумеется, нельзя назвать индивидами, так как они обладают свойством делимости. С другой стороны, эти организмы не содержат в своем составе различных зооидов и не могут рассматриваться как колонии в собственном смысле этого слова. В процессе их роста и развития увеличивается масса тела, появляются все новые и новые жгутиковые камеры и каналы, и, в зависимости от потребностей оптимального ирригационного обеспечения организма — дополнительные оскулюмы. Иногда тот или иной оскулюм может закрываться, даже зарастать и вновь возникать по соседству в соответствии с неопределенным характером роста губки, которое в значительной степени определяется внешними факторами. Таким образом, формирование оскулюмов и связанных с ними каналов, действительно, имеет здесь очень мало общего с бесполом размножением и может восприниматься как процесс полимеризации гомологичных органов. В то же время, ввиду особого значения оскулюма как морфофункционального центра индивидуализации, нельзя не усматривать в этом тенденцию формирования зооидов и, соответственно, колонии.

Развитие индивидуальности аморфных губок может идти разными путями и способами. Очень часто, например, основание массивного тела сужается и образуется ножка, с помощью которой губка прикрепляется к субстрату. Тем самым, сразу же

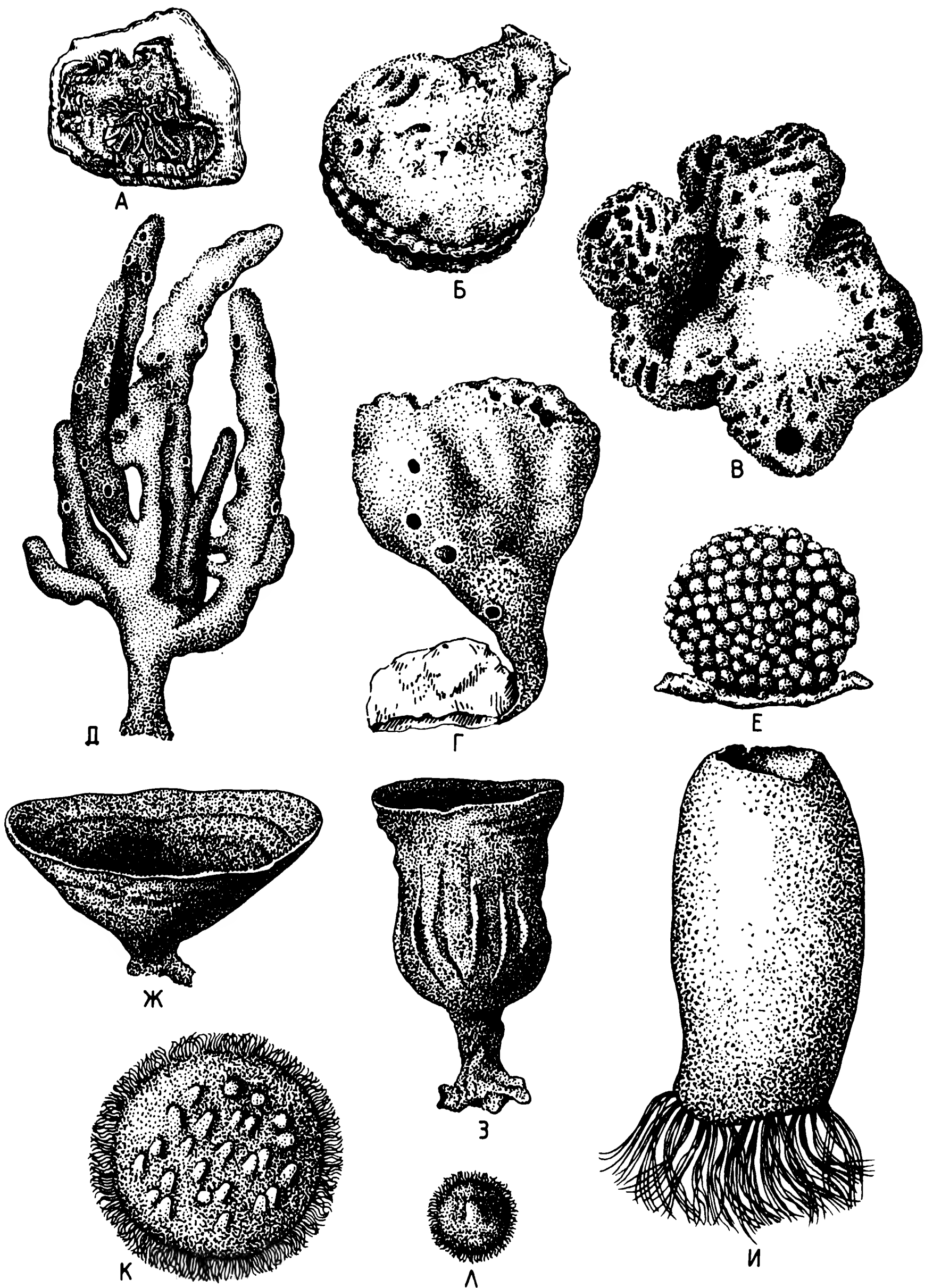


Рис. 1 Многооскулумные губки и индивиды:

А — корковая (пленчатая) многооскулумная губка *Hymedesmia*, Б — подушковидная многооскулумная *Myxilla*; В — массивная многооскулумная *Forcepia*, Г — стебельчатая многооскулумная *Isodictya*, Д — массивная многооскулумная *Stelodoryx*, Е — индивид *Tethya aurantium*; Ж — воронковидная многооскулумная *Haliclona*; З — бокаловидная (почти индивид) *Poterion*; И — индивид стеклянной губки *Rossella*; К, Л — дисковидная многооскулумная *Polymastia hemisphaericum* и ее неотеническая форма (индивид) *P. sol*

возрастает морфологическая определенность организма, что еще более закрепляется и усиливается, когда тело становится стебельчатым, кустистым, лопастным и пр. (рис. 1, Г Д). Этой же цели служит приобретение губкой шаровидной, дисковидной или иной правильной формы (рис. 1, Е, Ж). Последовательно или одновременно с этим протекает процесс олигомеризации оскулюмов, благодаря их редукции или слиянию друг с другом, в результате чего формируется губка с одним оскулюмом на вершине, т. е. индивид. Довольно широко распространенные среди губок чашевидные, воронковидные и бокаловидные формы со многими оскулюмами на верхней стороне тела демонстрируют этот же процесс, связанный со сменой функций (рис. 1, Ж—И). Будучи продуктом индивидуализации подушковидных или массивных губок, эти формы в ходе дальнейшей прогрессивной эволюции могут развиваться таким образом, что краевые участки их тела разрастаются вверх и, сближаясь друг с другом, образуют крупное отверстие, ведущее в обширную полость. Бывшие оскулюмы функционируют теперь как отверстия отводящих каналов, а сформировавшееся единое выводное отверстие становится оскулюмом организма, который тем самым достигает состояния индивида. Особый способ превращения многооскулюмной губки в индивид наблюдается при сокращенном (неотеническом) развитии, столь характерном для губок. На ранних стадиях онтогенеза многие из них имеют вначале один оскулюм, поэтому неотенические формы губок, соответствующие этой стадии развития, существуют как индивиды. Такие формы особенно часто встречаются в крайних для губок условиях обитания, в частности, на абиссальных глубинах. Таковы, например, грибовидный *Tentorium semisuberites*, дисковидная *Polymastia sol* и др. Их ближайшие родичи или они сами на мелководье во взрослом состоянии имеют несколько оскулюмов (Рис. 1, К, Л; 2, А, Б).

Специального рассмотрения заслуживают известковые губки, так как развитие индивидуальности у них особенно отчетливо связано с усложнением структуры организма. Наиболее просто устроенные из этих губок имеют вид одиночного аскона, т. е. небольшого пористого мешочка, бокальчика или трубки, выстланной изнутри слоем хоаноцитов. Достигнув определенного максимального размера, который лимитируется слабой мощностью гидрокинетического аппарата, такой индивид приступает к бесполому размножению. Как правило, оно имеет незавершенный характер, в результате чего формируется сложный сетчатый или разветвленный организм асконоидного типа строения, который можно определить как примитивный кормус.

Особенно показателен этот процесс у представителей рода *Clathrina*, которым свойственно продольное деление (рис. 2, Д, Е). При этом борозда деления закладывается в средней части тела, а затем формируется щелевидное отверстие, которое может доходить до верхнего или нижнего конца тела [72]. В первом случае

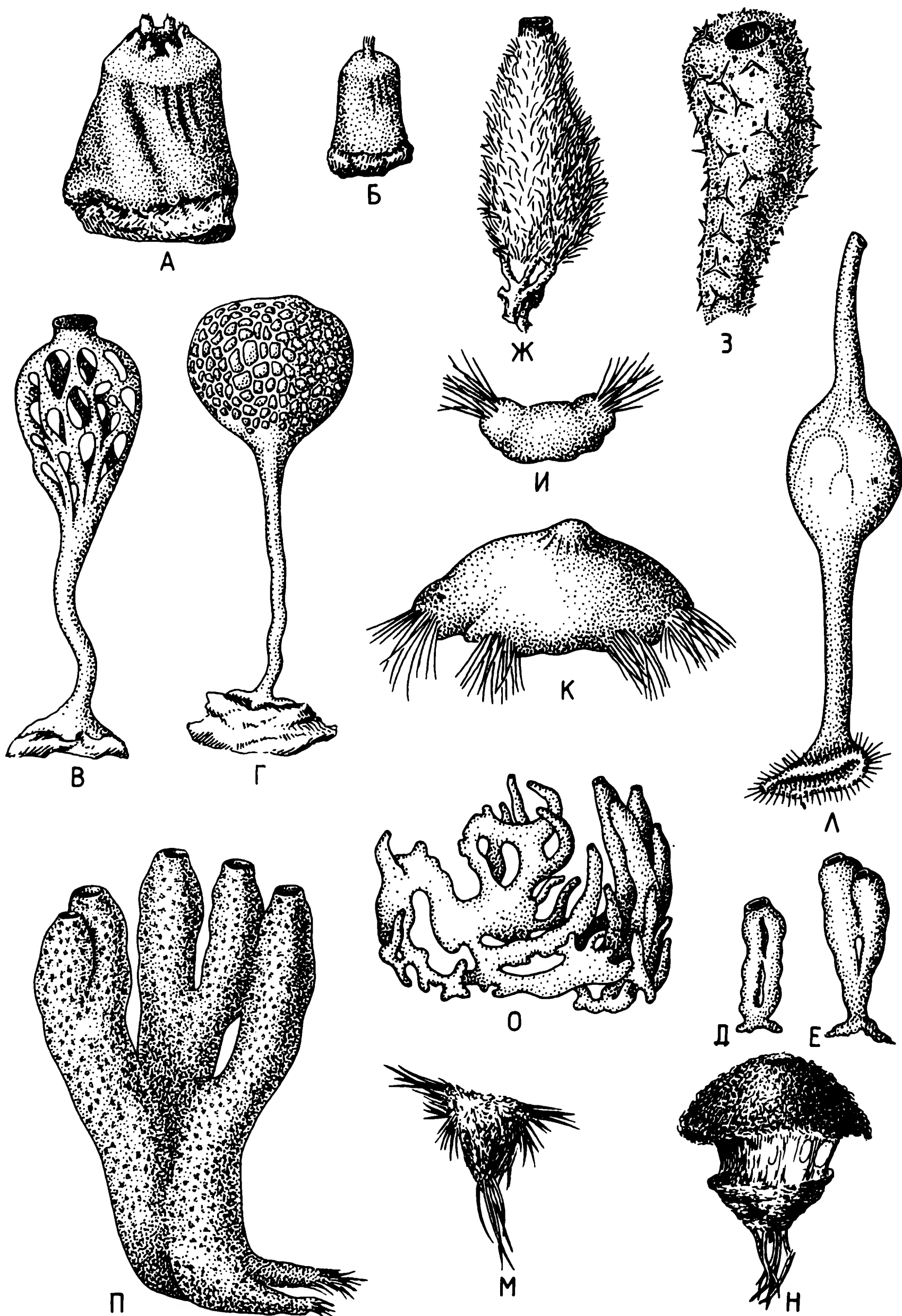


Рис. 2. Колониальные и одиночные губки:

А, Б — грибовидная многооскулюющая *Tentorium semisuberites* и ее неотеническая форма (индивид)
 В, Г — индивидуализированные кормусы известковой губки *Clathrina*; Д — продольное деление известковой губки *Clathrina*; Е — колония *Clathrina*; Ж — индивид известковой губки *Leucandra*; З — индивид известковой губки *Leucetta*; И, К — одиночная (индивид) *Thenea fenestrata* и ее индивидуализированный кормус; Л — индивидуализированный кормус *Disyringa dissimilis*; М, Н — одиночная (индивид) *Thenea caldvia* и ее индивидуализированный кор; О — колония *Leucosolenia*, П — колония *Haliclona*

образуется колония, состоящая из 2 зооидов, соединенных друг с другом своими основаниями. Асконоидные губки подобного строения в природе почти не встречаются. Обычно процесс ограничивается появлением прободенного тела, поскольку тем самым, вероятно, восстанавливается нормальное функционирование организма и в дальнейшем его разделении нет необходимости. По мере роста такой губки в трубчатых участках ее многократно происходят аналогичные процессы, приводящие к формированию компактного сетчатого тела с одним оскулюмом на вершине (рис. 2, В, Г). Подобный организм следует рассматривать как кормус, зооиды которого лишь угадываются в неразветвленных участках непрерывной сети асконоидных трубок. Дальнейшее развитие индивидуальности возникшей сложной губки идет в различных направлениях. Пространство между трубками (ячейки сети) зарастает, а наружные их стенки (т. е. пинакодерма) полностью «растворяются» в общей массе тела. Одновременно формируется его покров с собственным скелетом. Непрерывная хоанодерма фрагментирует, распадается на отдельные жгутиковые камеры, которые соединяются с системой приводящих и отводящих каналов. Тем самым этот процесс завершается появлением сформированного индивида (лейкона) (рис. 2, 3)

Иначе обстоит дело у асконов, относящихся к роду *Leucosolenia*. Усложнение их организации осуществляется посредством незавершенного бесполого размножения почкованием. Обычно в базальной части исходного аскона образуются полые слепые выросты тела, которые в свою очередь ветвятся, часто срастаясь друг с другом. В результате возникает сложное аморфное сплетение — своеобразный примитивный кормус, что значительно увеличивает рабочую поверхность губки. Полагают, что у одиночных асконов этого рода могло образоваться множество коротких радиальных выростов тела, расположенных тесно друг возле друга, т. е. имело место упорядоченное, стробиллоидное почкование [73]. Представляется далее, что, как и в предыдущем случае, индивидуализация такого кормуса шла по линии срастания слепых трубчатых выростов (радиальных тубусов) и обособления жгутиковых камер, благодаря замещению в центральной полости выстилки из хоаноцитов слоем пинакоцитов. Этот процесс завершает становление индивида сиконоидной губки. Фрагментация же радиальных жгутиковых камер, наряду с развитием собственного дермального скелета из тангентально расположенных триактин, приводит к появлению индивида лейконоидной структуры (рис. 2, Ж). Если гипотеза индивидуализации кормуса губки *Clathrina* кажется вполне правдоподобной, то стробилоидное почкование у представителей *Leucosolenia* и возникновение за счет этого сиконоидных и лейконоидных индивидов весьма сомнительно. Для одиночных асконов, при их слабой степени целостности и интеграции, подобного рода упорядоченные процессы — событие практически мало вероятное. Гораздо больше оснований

предположить, что тенденция к радиальному расположению жгутиковых камер и элементов скелета появилась вначале в пределах уже существующего лейконоидного организма как более целостной системы.

Помимо двух рассмотренных способов развития индивидуальности известковых губок, так или иначе связанных с их незавершенным бесполом размножением, отмечается еще прямой путь преобразования одиночного аскона (*Ascandra*) в индивид сиконоидного и лейконоидного типов. Здесь упорядоченность радиальных выростов хоанодермы, направленных внутрь атриальной полости, обеспечивается и провоцируется выступающими туда апикальными лучами тетрактин. Этот процесс в некоторой степени противоположен стробилоидному почкованию.

У многих губок состояние, определяемое как индивид, еще очень неустойчиво. Нередко достаточно незначительного понижения целостности однооскулюмного организма, чтобы у него появились дополнительные оскулюмы, и наоборот, обычно многооскулюмные губки в особо благоприятных условиях могут развиваться как индивиды. Иногда бокаловидные губки способны «раскрываться», вновь превращаясь в воронковидные, вееровидные и даже стебельчатые или пластинчатые формы. У последних оскулюмы расположены на одной стороне тела, а поры — на другой. К этой же категории организмов, испытавших регрессивное развитие, вероятно, принадлежат и некоторые грибовидные стеклянные губки, у которых оскулюмы находятся на выпуклой стороне тела, тогда как поры — на вогнутой, т. е. снизу. Таким образом, развитие индивидуальности губок находится под постоянным воздействием чередующихся, взаимосвязанных и разнонаправленных тенденций.

При изучении строения и развития различных форм губок нельзя не обратить внимание на процессы, которые по сути своей хотя и представляют полную противоположность незавершенному бесполому размножению, но приводят к аналогичному результату. Речь идет об исключительной способности губок срастаться друг с другом. Хорошо известно, что нередко «сливаются» в единое целое личинки и развиваются далее как нормальный зародыш; срастаются между собой, поселяясь по соседству, также совсем молодые губки. На этой основе формируются разные колониальные и кормусоподобные организмы, часто не отличимые от таковых, возникающих в результате не доведенного до конца бесполого размножения. В связи с очень слабым развитием последнего у губок чаще всего именно подобным образом образуются колонии с хорошо выраженными зооидами (рис. 2, О, П). Но особенно примечательно формирование высоко индивидуализированных кормусов за счет срастания молодых особей губок, очевидно, генетически очень близких и даже тождественных друг другу. Таковы, например, тэнеи из числа демоспонгий. Одиночная тэнея имеет в той или иной мере уточковидную форму тела, на

противоположных концах которого расположены, с одной стороны — оскулюм, а с другой — специализированный участок сконцентрированных пор в виде ситечка. Подобное устройство губки служит приспособлением для жизни на илистых грунтах. Одна из глубоководных тэней (*Thenaea fenestrata*) нередко встречается в виде подушковидного тела, подобного пяти-шестиконечной звезде (рис. 2, И, К). Наверху в средней его части находится оскулюм, а по краям на концах лучей сгруппированы поры. Такая губка образовалась в результате срастания и почти совершенного объединения в интегрированное целое нескольких одиночных тэней, поселившихся в тесном соседстве друг подле друга. Это — кормус, колониальное происхождение которого подтверждается наличием рудиментов составляющих его зооидов. Количество выростов тела, несущих на концах поровые сита, совпадает с числом отверстий, открывающихся в единый оскулюм кормуса. О правильности подобного толкования этой губки свидетельствуют случаи «уродств», когда отдельные зооиды недостаточно полно вписываются в систему кормуса. И другие виды рода *Thenaea*, в частности, *Th. valdivia*, демонстрируют подобный способ образования кормусов. В отличие от несколько вытянутой в длину одиночной *Th. fenestrata*, эта губка имеет шарообразное тело, снабженное пучком длинных прикрепительных ризоидов. При срастании молодых особей *Th. valdivia* на вершине кормуса так же формируется единый оскулюм, а поровые участки, сливаясь между собой, образуют сплошной экваториальный пояс (рис. 2, М, Н). И здесь по числу перегородок внутри оскулюма и соответствующего числа ризоидов можно судить о количестве зооидов, принимавших участие в формировании сложного целого. По-видимому, рассматриваемый способ возникновения индивидуализированных кормусов свойствен губкам, имеющим достаточно высокий уровень целостности и какие-то признаки начальной дифференциации тела. Очень интересна в этом отношении известная *Disyringa dissimilis*, изображение внешнего вида которой часто помещается в учебниках и руководствах по зоологии как пример наиболее интегрированной и радиально-симметричной губки (рис. 2, Л). Она примечательна еще тем, что ее в течение 100 лет изображали «вверх ногами», т. е. оскулярной трубкой книзу [63]. На поперечном срезе через шарообразное тело губки видно, что оно содержит довольно ясно очерченные сферические комплексы, количество которых у разных экземпляров варьирует от 4 до 16. Каждый из них представляет собой систему жгутиковых камер с полостью или отводящим каналом в центре. Вполне вероятно, что формирование такого кормуса, как и у тэней, происходит в результате срастания молодых *D. dissimilis*, которые уже имеют довольно хорошо выраженный кортекс, поэтому, входя в состав колониального целого, они не «растворяются» в нем полностью, а сохраняют некоторые следы своего участия в образовании шаровидного тела и длинной оскулярной трубки. Последняя снабжена внутри про-

дольными перегородками, число которых определяется количеством зооидов кормуса, или сферических комплексов.

Хотя рассмотренный способ усложнения структуры губок приводит к образованию наредкость целостных для них кормусов, он не имеет прямого отношения к историческому процессу развития индивидуальности и онтогенеза, а представляет собой лишь форму проявления необычайной морфологической пластичности этих организмов и частный случай узкой видовой их специализации.

Подводя итог, следует подчеркнуть, что многие губки существуют как аморфные или в разной степени морфологически определенные организмы, колониальность которых выражена не более, чем тенденция, и в этом смысле носит зачаточный характер. Настоящие колонии с хорошо различимыми зооидами встречаются значительно реже. К тому же они, очевидно, образуются скорее не в результате незавершенного бесполого размножения, а вследствие срастания губок, поселившихся друг возле друга на каком-либо подходящем субстрате. Как процесс бесполое размножение здесь в целом еще очень слабо развито, плохо оформлено и нередко почти не отличается от обычного роста. Это соответствует крайне слабому общему развитию индивидуальности губок, что внешне проявляется в отсутствии дифференциации их тела, в особой бедности признаками. Хотя уровень целостности губок и низок, он не постоянен и несколько варьирует. Поэтому варьирует и индивидуальность от предельно низкого уровня, когда она обнаруживается в зачаточном виде, вплоть до состояний, позволяющих говорить об отдельных особях, т. е. индивидах. Действительно, в пределах группы губок наблюдается отчетливо выраженная тенденция развития организма по линии приобретения им строения, которое соответствует понятию индивида. Наибольших успехов в этом отношении, пожалуй, достигли стеклянные губки, значительная часть которых представлена одиночными формами (сем. *Rossellidae*, *Hyalonematidae* и др.). Любопытно, что становление индивида у них связано с регрессом клеточного строения и появлением сплошной синцитиальной структуры, благодаря чему сразу же существенно возрастает целостность и интеграция организма. Сходный уровень развития индивидуальности, очевидно, наблюдается и у известковых губок, многие виды которых относятся к числу одиночных сиконов и лейконов. Что касается основной массы губок, (т. е. демоспонгий), то среди них индивиды немногочисленны, и принадлежат преимущественно четырехлучевым губкам (*Stylocordyla*, *Tetilla*, *Tethya*, *Thenea*, *Quasillina* и др.)

Многообразие путей и способов достижения состояния однооскулюмного организма свидетельствует, что губки все еще переживают невероятно затянувшийся период становления индивида. Объясняется это скорее всего тем, что прогрессивное развитие индивидуальности в значительной мере тормозится, даже блокируется децентрализованным принципом их жизнедеятельности. Как следствие этого, динамика обсуждаемого явления имеет вол-

нообразный, «приливно-отливной» характер: прогрессивные тенденции развития часто и с большой легкостью сменяются регрессивными, и наоборот. Поэтому нарисованная выше картина индивидуализации губок есть, так сказать, поверхностное суждение, идеализация процесса. Она, вероятно, отражает существующие связи между простыми и более сложными формами, «исходными» и их «производными», но отнюдь не действительный ход событий. Процесс индивидуализации на этой начальной стадии развития многоклеточной организации, которую представляют губки, гораздо сложнее и не может иметь прямолинейную направленность. Данный вопрос, как и ряд других, возникающих в связи с этим, заслуживает специального рассмотрения. Основная же задача статьи заключалась в попытке внести некоторую ясность в понятие индивидуальности губок как ключевой проблемы спонгиологии.

THE DEVELOPMENT OF THE INDIVIDUALITY AND THE BECOMING OF THE INDIVIDUAL IN SPONGES

V. M. Koltun

Zoological Institute, USSR Academy of Sciences, Leningrad

A brief definition of the notions «individuality» and «individual» are given. The peculiar nature of sponges is emphasized. It requires treating the phenomena observed primarily and basically in the course of development, from the point of view of their extraordinary dinamism. The individuality of sponges is expressed very weakly and varies from an extremely low level where it is found in rudimentary stage up to states when individuals and colonies are observed. A conclusion is drawn that this group of invertebrates is still in the highly delayed period of initial development of individuality and becoming of an individual. This is accounted for by the fact that the decentralized principle of vital activity typical of sponges does not stimulate but vice versa inhibits or even blocks the general progressive development of their individuality.

СВОЕОБРАЗИЕ ОРГАНИЗАЦИИ И ТИПОВ РАЗВИТИЯ ГУБОК

Г. П. Короткова

Ленинградский государственный университет

Губки представляют собой группу низкоорганизованных многоклеточных организмов, не имеющих обособленного кишечника или кишечной паренхимы. У них отсутствуют, кроме того, типичная нервная и мышечная системы. Тем не менее им свойственны своеобразные пограничные ткани (экзопинакодерма и выстилка водоносной системы) и ткани внутренней среды, заполняющие

мезохил [27] Усложнение анатомической организации губок происходило неоднократно на основе членения их тела на крупные отделы. Структурно и функционально эти отделы были связаны с относительно обособленными участками водоносной системы, организованными вокруг отдельных оскулюмов или оскулярных полей. Так осуществлялось формирование многооскулюмных форм на основе асконоидной, сиконоидной и лейконоидной организации.

Усложнение губок в онтогенезе чаще всего сопровождается той или иной формой не доведенного до конца деления или почкования исходного однооскулюмного организма (олинтуса, рагона). Реже происходит объединение нескольких личинок или геммул и из них развивается многооскулюмная губка. За единицу полимеризации в любом случае принимается участок тела губки с одним оскулюмом и системой приводящих и отводящих каналов, функционально с ним связанных. У демоспонгий полимеризации подвергались не только участки тела, организованные вокруг одного оскулюма, но и более сложные многооскулюмные участки тела (например, псевдоолинтусы). Однако и в таких случаях механизмы этих процессов оставались принципиально сходными с механизмами формирования многооскулюмных губок. Соматические морфогенезы, обеспечивающие процесс роста и развития полимерных губок, сходны с той или иной формой бесполого размножения или восстановительного процесса, поскольку исторически они всегда образуют родственную группу морфогенезов.

Вопрос о наличии у губок единой разновидности камбиальных клеток, способных замещать многие другие клеточные типы, в настоящее время решается отрицательно. Более широкими формообразовательными потенциями обладают у губок различные негомологичные клетки. Так называемые архециты — амебоциты, имеющие крупное ядро с ядрышками и способные фагоцитировать клеточные остатки — присущи пресноводным губкам и некоторым морским демоспонгиям. Они могут трансформироваться в хоаноциты, пинакоциты и склероциты. Таких клеток нет у известковых губок. Роль клеток, обладающих широкими морфогенетическими потенциями, выполняют у них хоаноциты, способные трансформироваться в пинакоциты, амебоциты и гоноциты. Я считаю в связи с этим более правильным пользоваться термином «гистобласт», обозначая им клетки различной природы, способные к более широким морфогенетическим потенциям по сравнению с клетками, необратимо специализированными.

Тканевая организация губок — слабо разработанная область спонгиологии [27]. Можно пока что с уверенностью сказать о том, что эпителиоморфные и паренхимного типа клеточные сообщества обладают бесспорно чертами начальной тканевой организации, поскольку дифференциация составляющих эти сообщества клеток и осуществление присущих им функций оказываются возможным только в условиях их кооперативного взаимодействия.

Возникает вопрос — гомологичны ли отделы губок и их ткани отделам тела и тканям других многоклеточных и, в первую очередь, книдарий? С моей точки зрения, эта гомология неполная. Оральный отдел тела книдарий не гомологичен оскулюму губок. Выстилка каналов водоносной системы губок не гомологична гастродерме книдарий. Поглощение пищевых частиц и пищеварение осуществляются у губок всей пинакодермой, хоанодермой и амебоцитами. Отсутствие у губок четко выделенной гастродермы или кишечной паренхимы, а также нервной системы ставят этих животных ниже уровня развития книдарий. Учитывая все сказанное, нет надобности в выделении у губок эктодермы и энтодермы как зародышевых закладок, предшествующих развитию типичных энтодермальных и эктодермальных производных. Стадии развития губок, гомологичные для всех многоклеточных, ограничиваются, скорее всего, стадиями дробления и формирования бластулоподобного и морулоподобного зародыша. Начиная с этих стадий развития, клетки зародыша дифференцируются в провизорный личиночный эпителий и личиночный мезохил. Выселяющиеся в полость личинки клетки трансформируются в склеробласты, колленциты, хоаноциты, амебоциты с включениями и другие типы клеток. Очень распространено у губок внедрение в личиночную полость клеток материнского происхождения (пигментных, зернистых амебоцитов и др.). Смешанный состав клеток, заполняющих полость раннего зародыша, свидетельствует в пользу того, что процесс заселения зародышевой полости не полностью гомологичен гастрюляции. Судьбу клеток зародышевой бластодермы и личиночной внутренней среды не следует поэтому сопоставлять с судьбой зародышевых листков более сложно организованных многоклеточных организмов. Снимается по этой же причине и проблема инверсии зародышевых листков.

Отсутствие гомологий между зародышевыми листками большинства многоклеточных животных с покровным личиночным эпителием и совокупностью внутренних клеток личинки губок отмечают многие исследователи [21, 18, 80, 97, 27, 28, 39, 36]. Авторы перечисленных работ придерживаются разных точек зрения на природу тканевой организации губок и их происхождение, но они единодушны в том, что процессы эмбрионального развития, ведущие к формированию однооскулюмных и многооскулюмных губок, не полностью гомологичны соответствующим этапам онтогенеза более сложно организованных многоклеточных. Вопрос о зародышевых листках и их инверсии решается по-разному не только по причине признания или непризнания этих структур у губок, но и из-за различного толкования процесса погружения поверхностных клеток внутрь полости развивающейся личинки [см. анализ этих проблем: 20, 23, 10, 27, 28, 36].

Губки обладают несколькими существенно отличающимися друг от друга типами полового эмбриогенеза и бластогенеза. Мною была сделана попытка анализа типов развития губок на

основе гипотезы фазной эволюции онтогенеза [26] Оказалось, что существуют четкие корреляции между характером организации взрослых особей, спецификой гаметогенеза и эмбриогенеза и наличием определенных форм соматических морфогенезов у близкородственных видов [27, 28]

Эволюция онтогенеза — процесс сопряженной изменчивости всех видов морфогенетических процессов, имеющих место в жизненном цикле, поэтому невозможно оторвать эволюцию гаметогенеза и эмбриогенеза от эволюции роста, восстановительных морфогенезов и бластогенезов. Между отдельными разновидностями и стадиями полового и соматического морфогенезов постоянно возникают не только положительные, но и конкурентные отношения [29] Эволюция конкурирующих морфогенезов может происходить поэтому на основе их чередования в жизненном цикле, либо на основе дивергенции в популяции особей. Эволюция репродуктивных процессов часто сопровождается включением в жизненный цикл каких-либо новых репродуктивных морфогенезов, ранее не существовавших, либо, наоборот, происходит утрата репродуктивных морфогенезов, ранее имевших место у предковых форм. Для низкоорганизованных животных эти события особенно характерны. Рассмотрим на примере развития асконоидных известковых губок коррелятивную зависимость между половыми и соматическими морфогенезами.

Как известно, развитие *Clathrina* отличается тем, что в период половой репродукции у нее образуется особая область, получившая название «гнездо». В составе гнезда имеются яйцеклетки и зародыши на разных стадиях развития, а также дегенерирующие соматические клетки и фагоциты [43] (рис. 1). Яйцеклетка дробится без признаков табличной палинтомии, а формирующаяся бластула постепенно преобразуется в однослойную личинку с обширной полостью. На заднем полюсе такой личинки могут сохраниться несколько клеток округлой формы [77]. Часть клеток личиночного эпителия погружается в полость. Этот процесс особенно интенсивно происходит после прикрепления личинки к субстрату. Клетки бластодермы дают начало и пинакодерме, и хоано-дерме, и клеткам мезохила. Особенности локализации половых клеток и зародышей в области гнезда и отмеченные черты эмбриогенеза связаны с кормусным типом организации клатринид, который развивается на основе не доведенного до конца продольного деления асконоидных трубок, начинающегося в их средней части [71] При переходе от роста кормуса к половой репродукции должны произойти два взаимосвязанных процесса: торможение соматического морфогенеза (в первую очередь торможение закладки новых трубок) и одновременно инициация первичных половых клеток (последние возникают у губок в результате прямой трансформации либо хоаноцитов, либо амебоцитов в гонии). Очевидно, что те же клетки типа гистобластов, которые были активны в соматическом морфогенезе, переключаются на

путь гаметогенеза. Связь, которая была у гистобластов и их производных с другими соматическими клетками, становится в новых условиях связью гоноцитов с вспомогательными и другими соматическими клетками репродуцирующей губки. Логично предположить, что гнездо могло образоваться не у любых губок, а только у тех, которые обладали особым типом членения трубок и роста колонии (кормуса). Именно продольное деление, а не почкование, могло быть таким морфогенезом, в ходе которого возникает обширная зона временной анархизации тканей. Торможение этого процесса способствует развитию гоноцитов в зоне анархизации, превращающейся в гнездо. Дегенерирующие клетки захватываются ооцитами, и этот процесс становится основным способом накопления желточных включений. Постепенность развития деструктивных процессов обусловила и асинхронность гамето- и эмбриогенеза. Анархизированное состояние хоанодермы в области гнезда исключает связь половых клеток и зародышей с хоанодермой. У *Clathrina* отсутствуют черты табличной палинтомии и связанной с ней экскурвации зародышей. Как увидим ниже, появление этих черт эмбриогенеза связано с иными условиями становления половой репродукции.

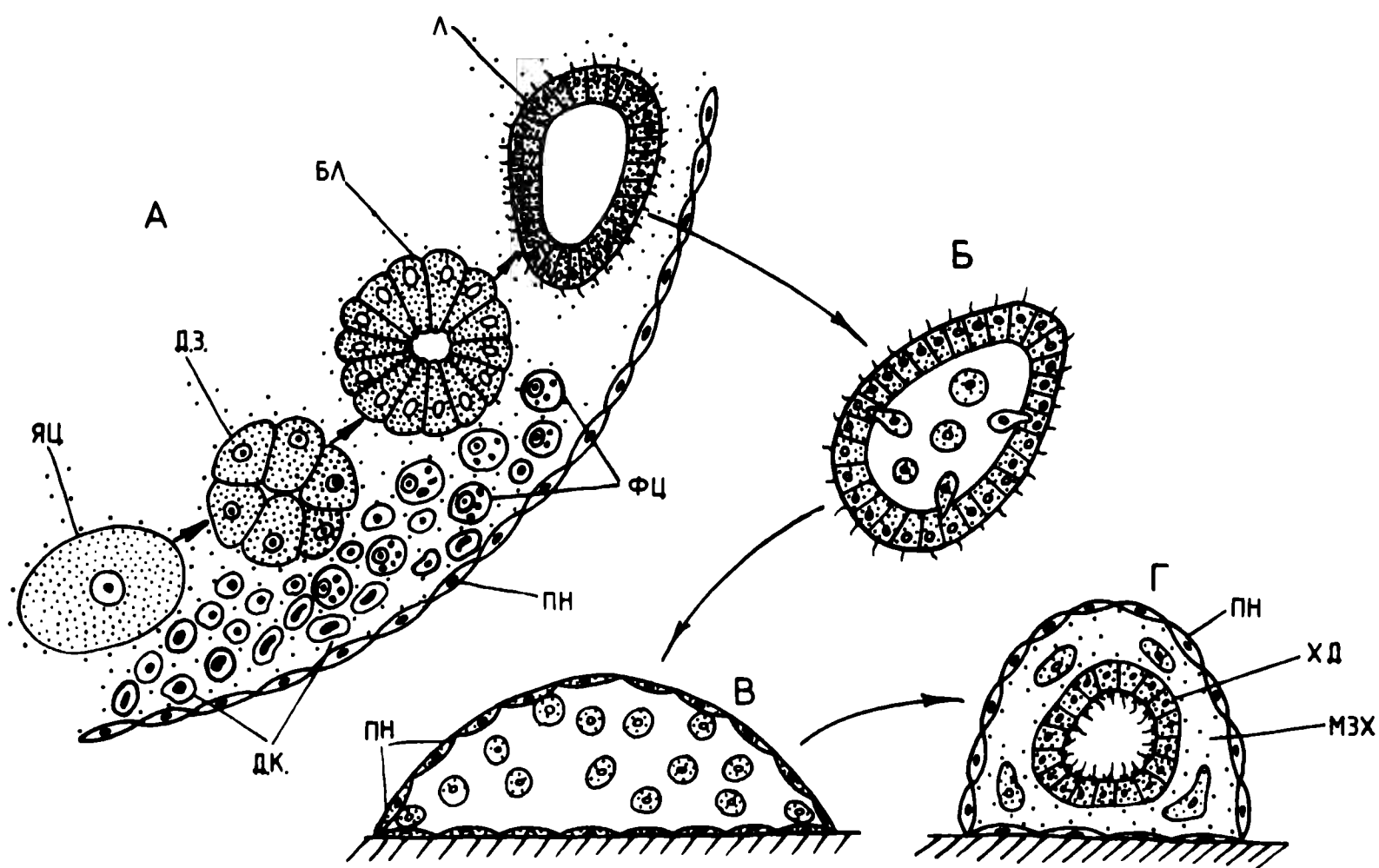


Рис. 1. Развитие *Clathrina*:

А — последовательные стадии развития зародыша в «гнезде» материнской губки; Б — личинка; В, Г — метаморфоз; яц — яйцо, д.з. — дробящийся зародыш; бл — бластула, л — личинка; д.к. — дегенерирующие клетки; пн — пинакодерема; фц — фагоциты; хд — хоанодерема; мзх — мезохил.

Развитие представителей рода *Leucosolenia* отличается от развития клатринид тем, что их яйцеклетки и зародыши тесно связаны с хоанодермой, не испытывающей анархизации в репродукционный период (рис. 2). Половые клетки возникают из хоаноцитов [111, 5]. В дроблении яйца отчетливо проявляются черты табличной палинтомии, приводящей к инкурвации и извращению

положения передне-задних полюсов личинки. Экскурвация осуществляется при участии не только клеток зародыша, но и хоанодермы. Отверстие, возникающее в хоанодерме над фиалопором, ограничено хоаноцитами, которые вступают в тесный контакт с клетками зародыша [6]. После экскурвации и обособления бластодермы от хоанодермы происходит временное подворачивание освободившихся краев бластодермы в личиночную полость. Именно этот процесс называют либо гастрულიацией, либо псевдогастрულიацией. На самом деле, погружение клеток это — результат завершения экскурвационного процесса.

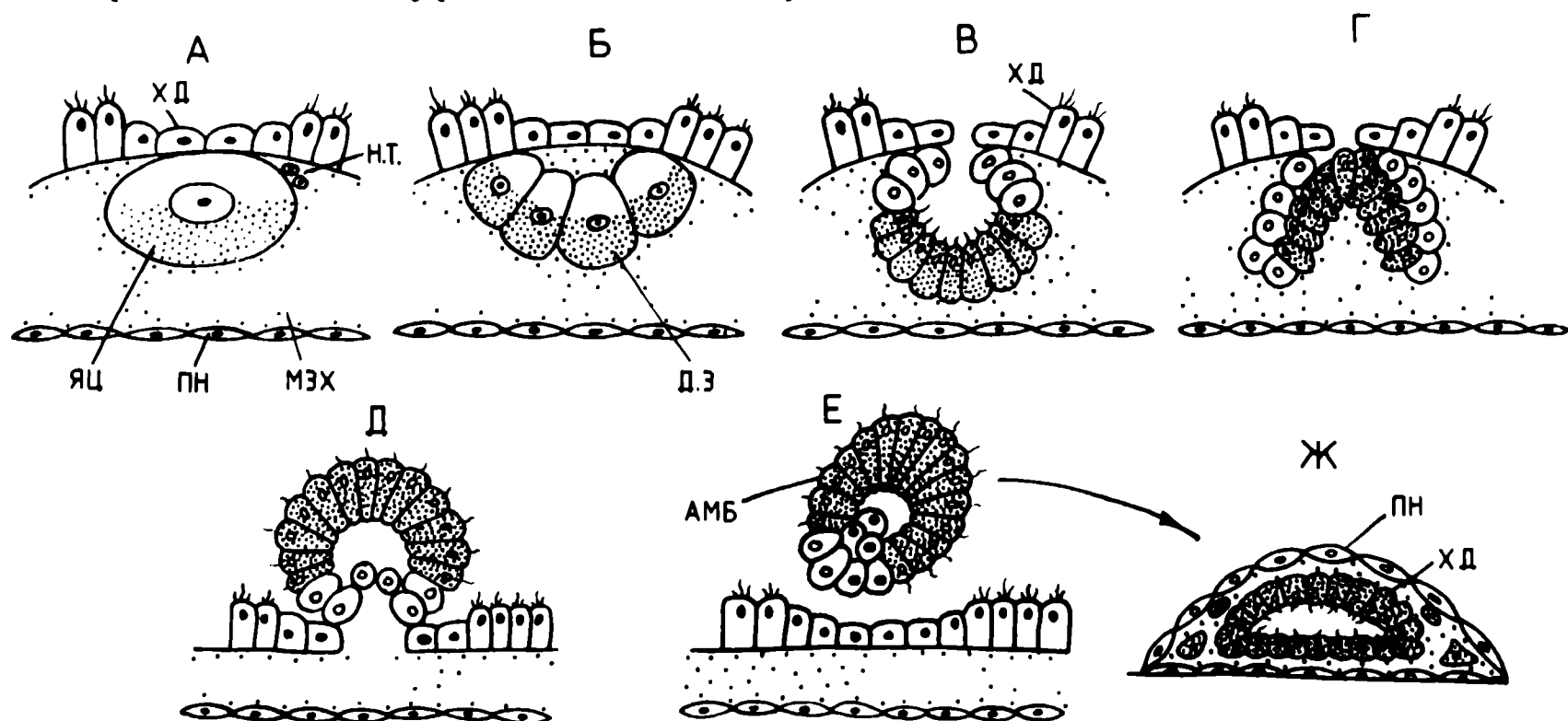


Рис. 2. Развитие *Leucosolenia*:

А — яйцо, расположенное в стенке материнской губки, Б — зародыш на стадии дробления; В — инкурвационная бластула; Г — начало экскурвации; Д — завершение экскурвации; Е — амфибластула перед выходом из материнского организма, Ж — метаморфоз. Обозначения как на рис. 1; н.т. — направляющие тела; амб — амфибластула.

Возникновение перечисленных особенностей эмбриогенеза *Leucosolenia* можно понять, исходя из специфики роста колоний и закладки дивертикул. При переходе гистобластов, которые разбросаны по всей хоанодерме, на путь гаметогенеза они оказываются в значительной изоляции друг от друга (поэтому гаметогенез и имеет диффузный характер, а не локализован в гнезде). Участки хоанодермы, прилежащие к гооцитам, сохраняют эпителиоидную организацию, продолжая выполнять функцию захвата и переваривания пищевых частиц. В связи с этим основным способом питания ооцитов оказывается не фагоцитоз дегенерирующих клеток, а поглощение веществ из мезохила и получение этих веществ из хоаноцитов. И действительно, ооциты *Leucosolenia* вступают в тесный контакт с хоанодермой, а ближайшие к ооциту хоаноциты становятся вспомогательными клетками. Табличная палинтомия могла возникнуть у ооцитов на основе сохранения черт продольного деления клеток соматического типа, как это и имело место также у вольвоцид.

На основании приведенного краткого анализа двух типов развития асконоидных известковых губок показана корреляция типов их гамето- и эмбриогенеза с особенностями ростовых процессов и механизмами формирования кормусов и колоний.

PECULIARITIES OF ORGANIZATION AND TYPES OF THE DEVELOPMENT IN SPONGES

G. P. Korotkova

Leningrad State University

The sponges have a rudimentary tissue- and organformig ability. The complication of their anatomic organization occurred repeatedly on the basis of morpho-functional units of different constructive ranks polymerization. The gastroderm and enteric parenchyma absence casts doubt on the necessity of marking out the stage of gastrulation in embryogenesis and the concept of entoderm and ectoderm. The correlation between types of gametogenesis and embryogenesis with the peculiarities of the growth processes and modes of the colonia and cormuses formation is demonstrated by an example of the asconoid calcareous sponges. With the initiation of a sexual reproduction the division and budding zones become temporary gonads; its histoblasts transform into gonidia, and derivatives of histoblasts — into auxiliary cells. The embryogenesis demonstrates some signs of resemblance to blastogenesis.

ЛИТЕРАТУРА

1. Айзенштадт Т. Б. Исследование оогенеза у гидры. I. Ультраструктура интерстициальных клеток на ранних стадиях превращения их в ооциты // Онтогенез. 1974. Т. 5. С. 13—20.
2. Айзенштадт Т. Б. Цитология оогенеза. М.: Наука, 1984. 247 с.
3. Алексеева Н. П., Ефремова С. М. Оогенез байкальских губок // Закономерности индивидуального развития живых организмов. М.: Наука, 1986. Ч. I. С. 4.
4. Алексеева Н. П., Ефремова С. М., Папковская М. В. Ультраструктурная характеристика клеток личинок байкальских губок семейства *Lubomirskiidae* // Тезисы докладов 5 Всес. совещ. эмбриологов (Л. 1975). М.: Наука, 1974. С. 9.
5. Анакина Р. П. Гаметогенез баренцовоморской известковой губки *Leucosolenia complicata* Montagu (Calcarea) // Депонир, рукопись, 1976. № 3445—76 от 28 сент., 36 с.
6. Анакина Р. П. Эмбриональное развитие баренцовоморской губки *Leucosolenia complicata* Mont. (Calcarea) // Морфогенезы у губок. Л.: Изд. ЛГУ, 1981. С. 52—58.
7. Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М.: Наука, 1964. Т. I. 432 с.
8. Бунур Л. Линия половых клеток у бесхвостых амфибий // Происхождение и развитие половых клеток в онтогенезе позвоночных и некоторых групп беспозвоночных. Л.: Медицина, 1968. С. 186—211.
9. Гуреева М. А. Сориты и оогенез эндемичных губок Байкала // Цитология. 1972. Т. 24. № 1. С. 32—45.
10. Гуреева М. А. Эмбриональное развитие и зародышевые листки у губок // Тр. Ленингр. о-ва естествоисп. 1976. Т. 84. № 1. С. 10—25.
11. Догель В. А. Зоология беспозвоночных М.: Высшая школа, 1981. 606 с.
12. Ересковский А. В., Семенова М. М. К экологии и распределению губок в Кандалакшском и Онежском заливах Белого моря // Экосистемы бентоса юго-восточной части Кандалакшского залива и сопредельных вод Белого моря. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1988, с. 72—80.
13. Ефремова С. М. Морфофизиологический анализ развития пресноводных губок *Ephydatia fluviatilis* и *Spongilla lacustris* из диссоциированных клеток // Бесполое размножение, соматический эмбриогенез и регенерация. Л.: Изд. ЛГУ, 1972. С. 110—154.
14. Ефремова С. М. Строение и эмбриональное развитие байкальской губки *Lubomirskia baicalensis* (Pallas) и связи любомирскиид с другими губками // Морфогенезы у губок. Л.: Изд. ЛГУ, 1981. С. 93—107.
15. Ефремова С. М., Ефремов В. И. Анализ пролиферации клеток личинки пресноводной губки *Baikalospongia bacillifera* (Dybowski) // Онтогенез. 1980. Т. II. № 2. С. 168—174.
16. Ефремова С. М., Ересковский А. В., Токина Д. Б. Гаметогенез у губок семейства Muxillidae Белого моря. I. Оогенез *Muxilla incrustans* и *Iophon piceus* (Demospongia, Poecilosclerida) // Онтогенез. 1987. Т. 18. № 3. С. 257—262.
17. Ефремова С. М., Ересковский А. В., Токина Д. Б. Гаметогенез у губок семейства Muxillidae Белого моря. II. Сперматогенез *Muxilla incrustans* и *Iophon piceus* (Demospongia; Poecilosclerida) // Онтогенез. 1987. Т. 18. № 3. С. 263—268.
18. Заварзин А. А. Очерки эволюционной гистологии и соединительной ткани // Избран. труды. Л.: АН СССР, 1953. Т. 4. 716 с.
19. Заварзин А. А. Основы сравнительной гистологии. Л.: Изд. ЛГУ, 1985. 340 с.
20. Иванов А. В. (Ivanov A. V.). On the reasons of excurvation of the embryo in the colonial Phytomonadina and Calcareous sponges // Monit. Zool. Ital. 1971. Vol. 5. N 1. P. 1—10.
21. Иванов П. П. Руководство по общей и сравнительной эмбриологии. Л.: Учпедгиз, 1945. 351 с.
22. Иванова Л. В. Жизненный цикл баренцовоморской губки *Halichondria panicea* (Pallas) // Морфогенезы у губок. Л.: Изд. ЛГУ, 1981. С. 59—73.

23. *Иванова-Казас О. М.* Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Простейшие и низшие многоклеточные. Новосибирск.: Наука, Сибирск. отд., 1975, 372 с.

24. *Колтун В. М.* Кремнероговые губки северных и дальневосточных морей СССР. Л.: М.: Изд. АН СССР, 1959. 236 с. (Определители по фауне СССР, Вып. 67).

25. *Короткова Г. П.* Регенерация частей тела у известковой губки *Sycon lingua* // Бесполое размножение, соматический эмбриогенез и регенерация. Л.: Изд. ЛГУ, 1972. С. 155—170.

26. *Короткова Г. П.* Происхождение и эволюция онтогенеза. Л.: Изд. ЛГУ, 1979. 294 с.

27. *Короткова Г. П.* Общая характеристика организации губок // Морфогенезы у губок. Л.: Изд. ЛГУ, 1981. С. 5—91.

28. *Короткова Г. П.* Половой эмбриогенез губок и закономерности его эволюции // Морфогенезы у губок. Л.: Изд. ЛГУ, 1981. С. 108—136.

29. *Короткова Г. П.* Интеграционные механизмы и морфогенез // Журн. общ. биол. 1988 (в печати).

30. *Короткова Г. П., Айзенштадт Т. Б.* Исследование оогенеза у морской губки *Halisarca dujardini*. I. Происхождение оогенеза и ранние стадии развития ооцитов // Цитология. 1976. Т. 18. № 5. С. 549—555.

31. *Кнорре А. Г.* Уровни органической индивидуальности в связи с эволюцией целостности // Проблемы целостности в современной биологии. М.: Наука, 1968. С. 140—171.

32. *Наумов А. Д., Федяков В. В.* Роль некоторых видов двустворчатых моллюсков в распределении сессильных гидробионтов в сублиторали Онежского залива Белого моря // Экология обрастания в Белом море. Л.: Зоол. ин-т. АН СССР, 1985. С. 29—34.

33. *Никитин Н. С.* Экспериментально-морфологическое исследование формообразовательных потенций однородных конгломератов различных типов клеток пресноводной губки *Ephydatia fluviatilis* // Онтогенез. 1977. Т. 8. № 5. С. 460—467.

34. *Резвой П. Д.* Губки (Spongia) // Руководство по зоологии. М. Л.: Биомедгиз, 1937. Т. I. С. 228—267.

35. *Серавин Л. Н.* Макросистема жгутиконосцев // Принципы строения макросистемы одноклеточных животных. Л.: Зоол. ин-т. АН СССР, 1980. С. 4—22.

36. *Серавин Л. Н.* Природа и происхождение губок // Систематика простейших и их филогенетические связи с низшими эукариотами. Л.: Труды ЗИН АН СССР, 1986. Т. 144. С. 94—112.

37. *Annandale N.* Some sponges commonly associated with oyster and mussels in Madras Harbour and the Chilka Lake // Rec. Ind. Mus. 1914. Vol. 10. P. 149—158.

38. *Bakus G.* Marine poeciloscleridian sponges of the San Juan Archipelago, Washington // Journ. Zool. Lond. 1966. Vol. 149. P. 415—531.

39. *Bergquist P. R., Glasgow K.* Developmental potential of ciliated cells of ceractinomorph sponge larvae // Exper. Biol. 1986. Vol. 45. N 2. P. 111—122.

40. *Bibiloni M. A., Uriz M. J.* Eponjas Demospongia epibiontes de ascidias de tunica dura // Boll. R. Soc. esp. Hist. nat (Biol.). 1981. Vol. 79. N 1—4. P. 159—168.

41. *Bidder G. P.* The fragrance of Calcarean Sponges and the Spermatozoa of *Grantia compressa* and *Sycon*. Spermatozoa of *Sycon raphanus*, and fertilization of the ovum // Journ. Linn. Soc. Zool. 1920. Vol. 34. N 228. P. 302—313.

42. *Borojevič R.* Etude experimentale de la differentiation des cellules de l'éponge au cours de son développement // Develop. Biol. 1966. vol. 14. P. 130—153.

43. *Borojevič R.* Etude du développement et de la differentiation cellulaire d'éponges calcaires calcinéennes (genres *Clathrina* et *Asandra*) // Ann. Embryol. Morph. 1969. Vol. 2. N 1. P. 15—36.

44. *Borojevič R., Fry W. G., Jones W. C., Levi C., Rasmont R., Sara M., Vacelet J.* Mise on point actuelle de la terminologie des eponges // Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris. 1968. T. 39. Ser. 2. P. 1124—1135.

45. Boury-Esnault N. Ultrastructure de la larve parenchymella d'*Hamigera hamigera* (Schmidt) (Dèmosponge, Poecilosclerida) // Cah. Biol. Mar. 1976. Vol. 27. P. 9—20.
46. Brien P. Eponges du Luapula et du lac Moero // Expl. hydrobiol. Bangweolo. Luapula. 1967. Vol. II. Fasc. 1. P. 1—53.
47. Brien P. Les Eponges, leur nature metazoaire, leur gastrulation, leur état colonial // Ann. Soc. Roy. Zool. Belg. 1967 T. 97 P. 197—235.
48. Brien P., Meewis H. Contribution à l'étude de l'embryogenèse des Spongillidae // Arch. Biol., 1938. T. 49. N. 2. S. 177—250.
49. Burnett A. L., Devis L. E., Ruffing F. E. A histological and ultrastructural study of germinal differentiation of interstitial cells arising from gland cells in *Hydra viridis* // Journ. Morphol. 1966. Vol. 120. P. 1—8.
50. Corriero G., Pronzato R. Epibiontic sponges on the bivalve *Pinna nobilis* // Mar. Ecol. 1987 Vol. 35. N. 1—2. P. 75—82.
51. Delage J. Sur la place des Spongiaires dans la classification // C. R. Acad. Sci. 1898. T. 126. S. 545—548.
52. Diaz J.-P., Connes R. Etude ultrastructurale de la spermatogenèse d'une dèmosponge // Biol. Cell. 1980. Vol. 38. P. 225—230.
53. Diaz J.-P., Connes R., Paris J. Etude ultrastructurale de l'ovogenèse d'une dèmosponge: *Suberites massa* Nardo // Journ. Microscop. 1975. Vol. 24. P. 105—116.
54. Donadey C. Origine choanocytaire des cellules à inclusions de l'éponge *Plakina trilopha* Schulze (Dèmosponge, Homosclerophorida) // C. R. Acad. Sci. Paris. 1978. T. 278. P. 519—521.
55. Duboscq O. et Tuzet O. Sur la fécondation de *Sycon ciliatum* Lieberkühn // C. R. Soc. Biol. 1932. Vol. 109. P. 829—832.
56. Duboscq O., Tuzet O. Sur l'ovogenèse et la fécondation des Eponges calcaires *Grantia compressa pennigera* Haeckel et *Sycon ciliatum* Lieberkühn // Arch. Zool. exp. N. R. 1933. T. 73. N. 2. P. 45—46.
57. Duboscq O., Tuzet O. Sur l'accroissement des ovocytes de *Sycon raphanus* O. S.: la signification des „dolly-cells“ // Arch. Zool. exp. N. R. 1935. T. 77. N. 2. P. 71—78.
58. Duboscq O., Tuzet O. Sur quelques points de l'ovogenèse et du développement des Eponges calcaires // C. R. 12 Congrès inter. Zool., Lisbonne. 1936. Vol. 1. P. 547—553.
59. Duboscq O. et Tuzet O. L'ovogenèse, la fécondation et les premiers stades du développement des Eponges Calcaires // Arch. Zool. exp. N. R. 1937. T. 79. Fasc. 2. P. 157—316.
60. Duboscq O., Tuzet O. Recherches complémentaires sur l'ovogenèse, la fécondation et les premiers stades du développement des Eponges Calcaires // Arch. Zool. exp. N. R. 1942. T. 81. P. 395—466.
61. Duboscq O., Tuzet O. L'ovogenèse, la fécondation et les premiers stades du développement de *Sycon elegans* Bow. // Arch. Zool. exp. N. R. 1944. T. 83. P. 445—459.
62. Dujardin F. Histoire naturelle des Zoophytes // Librairie Encyclopedique de Roret. Paris. 1841. P. 305—306.
63. Fry W. G., Fry P. D. Aspects of the functional anatomy and ecological physiology of *Disyrringa* and some other infaunal tetractinomorphic sponges // Coll. intern. C.N.R.S., 291, Biol. Spong. Paris. 1979. P. 33—344.
64. Gaino E., Burlando B., Zunino L., Pansini M., Buffa P. Origin of male gametes from choanocytes in *Spongia officinalis* (Porifera, Demospongiae) // Intern. Journ. Invertebr. Reprod. Devel. 1984. Vol. 7 P. 89—93.
65. Gallissian M.-F. Etude ultrastructurale de la fécondation chez *Grantia compressa* F // Intern. Journ. Invertebr. Reprod. 1980. Vol. 2. N. 6. P. 321—329.
66. Gallissian M.-F. Etude ultrastructurale de l'ovogenèse chez quelques éponges calcaires (Porifera, Calcarea) // Arch. zool. exp. gén. 1981. T. 122. P. 329—340.

67. Gallissian M.-F. Etude ultrastructurale du developpement emryonaire chez *Grantia compressa*. F (Porifera, Calcarea) // Arch. Anat. microsc. morphol. exp. 1983. N 1. S. 59—75.
68. Gallissian M.-F., Vacelet J. Ultrastructure de quelques stade de l'ovogenese de spongiaires du genre *Verongia* (Dictyoceratida) // Ann. Sci Nat. Zool. Paris. 1976. Vol. 18. P 381—404.
69. Gatenby J B. The germ-cells, fertilization and early development of *Grantia compressa* // Journ. Linn. Soc. Zool. 1920. Vol. 34. N 228. P. 261—297.
70. Gatenby J B. Further notes on the gametogenesis and fertilization of Sponges // Quart. Journ. Microsc. Sci. 1927. Vol. 71. N 282. P. 173—188.
71. Hadži J. Rezultati bioloskih istrazivanja Jadranskog mora. Porifera. Calcarea. I. *Clathrina blanca* (Miklucho-Maclay) etc. // Prirodosl. istraz. Hrv. i Slav. 1917 Vol. 9/10. S. 205—239.
72. Hadži J Le problem de l'individualite shez les Eponges // Razpz. Mat. Prir Akad. Ljubljana. 1966. T IX, 4. P 165—204.
73. Haeckel E. Die Kalkschwämme. // Georg Reimer Berlin. 1872. Bd 1. 484 s.
74. Hammer J S. Neue Beiträge zur Kenntnis der Histologie und Entwicklung von *Sycon raphanus* // Arch. Biontol. 1907 Bd 2. S. 135—139.
75. Hartman W. D., Reiswig H. M. The Individuality of Sponges // Animal colonies. Dowden, Hutchinson and Ross Inc. Stroudsburg. 1973. P 567—584.
76. Herlant-Meewis H Contribution a l'étude histologique des Spongiaires // Ann. Soc. Roy. Zool. Belgique. 1948. T. 79. P. 5—36.
77. Johnson M. F Studies on the reproductive cycles of the Calcareous sponge *Clathrina coriacea* and *C. blanca* // Mar. Biol. 1978. Vol. 50, N 1. P 73—79.
78. Kilian E. F Wasserströmung und Nahrungsaufnahme beim Süßwasserschwamme *Ephydatia fluviatilis* // Zeitschr. Vergl. Physiol., 1952. Bd 34. S. 407—447.
79. Lamb M. M., Laird Ch. D. Increase in nuclear poly(A)-containing RNA at syncytial blastoderm in *Drosophila melanogaster* embryos // Develop. Biol. 1976. Vol. 52. P 31—42.
80. Lemche H., Tendal O. S. An interpretation of the sex cells and the early development in sponges with a note on the terms acrocoel and spongocoel // Zeitschr. Zool. Syst. Evolutionforsch. 1977. Bd 15. N 4. S. 241—252.
81. Leveaux M. Contribution a l'étude histologique de l'ovogenèse des Spongillides // Ann. Soc. Roy. Zool. Belgique. 1941. T. 42. P. 251—269.
82. Leveaux M. Contribution a l'etude histologique de la spermatogenese des Spongillides // Ann. Soc. Roy. Zool. Belgique. 1942. T. 73. P. 33—50.
83. Lèvi C. Les cellules des èponges // The biology of the Porifera. Symp. Zool. Soc. London. 1970. Vol. 25. P 353—364.
84. Lèvi C., Porte A. Etude au microscope electronique de l'eponge *Oscarella lobularis* Schmidt et de sa larve amphyblastula // Cah. Biol. Mar. 1962. N7 3. P. 307—315.
85. Lieberkühn N Zusätze zur Entwicklungsgeschichte der Spongilliden // Arch. Anat. Physiol. 1856. S. 496—514.
86. Littlefield C. L., Bode H. R. Germ cells in *Hydra oligastis* males. 2. Evidence for a subpopulation of interstitial stem cells differentiation is limited to sperm production // Develop. Biol. 1986. Vol. 116. P. 381—386.
87. Maas O. Über die erste Differenzierung von Generation und Somazellen bei den Spongien // Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1893. S. 27—35.
88. Mass O. Über Reifung und Befruchtung bei Spongien // Anat. Anz. 1899. Bd 16. S. 290—298.
89. Maas O. Über die Einwirkung karbonatfreier und kalkfreier Salzlösungen auf erwachsene Kalkschwämme und auf Entwicklungsstadien derselben // Arch. Entw. mech. 1906. Bd. 22. S. 581—599.
90. Marcum B. A., Campbell R. D. Development of hydra, lacking nerve and interstitial cells // Journ. Cell. Sci. 1978. Vol. 29. P. 17—33.
91. Minchin E. A. The Porifera and Coelenterata // Treatise on Zoology. 1900. Pt. 2. P. 1—178.
92. Nussbaum M. Zur Differenzierung des Geschlechts in Tierreich // Arch. Mikr. Anat. 1980. Bd 18. S. 1—121.

93. Okada M. Cytoplasmic function segregating germ line in *Drosophila* embryogenesis // Zool. Sci. 1986. Vol. 3. P. 573—583.
94. Paulus W., Weissenfels N. The spermatogenesis of *Ephydatia fluviatilis* (Porifera) // Zoomorphology. 1986. Vol. 106. P. 155—162.
95. Pourbaix N. Mechanisme de la nutrition chez les Spongillidae // Ann. Soc. Roy. Zool. Belgique. 1933. T 64. P. 11—90.
96. Reiswig H. Histology of Hexactinellida (Porifera) // Biologie des Spongiaires. Coll. Int. CNRS. Paris. 1979. N 291. P. 173—180.
97. Salvini-Plaven L. V. Splechtina H. Homologie der Kemblätter // Zeitschr. Zool. Syst. Evolution.forsch. 1979. Bd 17. N 1. P. 10—30.
98. Sara M. Sexuality in the Porifera // Boll. Zool. 1974. Vol. 41. P. 327—348.
99. Sara M., Orsi L. R. Sex differentiation in *Sycon* (Porifera, Calcispongia) // Pubbl. staz. zool. Napoli 1975. Vol. 39. Suppl. 1. P 618—634.
100. Sara M., Vacelet J. Ecologie des Demosponges // Traite de Zoologie. Paris. 1973. T 3. Fasc. 1. P 462—576.
101. Schmidt I. Phagocytose et pinocytose chez les Spongillidae // Zetschr. Vergl. Physiol. 1970. Bd 66. S. 398—420.
102. Schmidt O. Supplement der Spongien des Adriatischen Meeres. Leipzig. 1864. 23 S.
103. Simpson T. L. The biology of the marine sponge *Microciona prolifera* (Ellis and Solander). I. A study of cellular function and differentiation // Journ. Exper. Zool. 1963. Vol. 154. P 135—147.
104. Simpson T. L. The cell biology of sponges. New-York Inc. Springer—Verlag. 1984. 662 p.
105. Smid I., Tardent P. The potentialities of endoderm interstitial cells in *Hydra attenuata* Pall. // Develop. Biol. 1986. Vol. 117. P. 672—675.
106. Soest R. W. M. van. Marine sponges from Curacao and other Caribbean localities. Part III. Poecilosclerida // Stud. Fauna of Curacao and other Caribbean Islands. 1984. Vol. 66. N 199. P. 1—167.
107. Sollas I. B. J. Porifera // Cambridge natural history. London: Mac Millan, 1909. Vol. 6. P 165—242.
108. Stagni A. Some aspects of sexuality in fresh-water hydras // Boll. Zool. 1974. Vol. 41. N 4. P 349—358.
109. Togashi S., Kobayashi S., Okada M. Functions of maternal mRNA as cytoplasmic factors responsible for pole cell formation in *Drosophila* embryos // Develop. Biol. 1986. Vol. 118. P 352—360.
110. Tuzet O. Recherches sur l'histologie des Eponges: *Reniera elegans* (Bow.) et *Reniera simulans* (Johnston) // Arch. Zool. exp. gén. 1932. T 74. P 169—192.
111. Tuzet O. L'ovogenese et la fecondation de l'éponge calcaire *Leucosolenia* (*Clathrina*) *coriacea* Mont. et de l'éponge siliceuse *Reniera elegans* Bow. // Arch. Zool. exp. gén. 1947 T. 85. P. 127—148.
112. Tuzet O. La fécondation des Eponges Calcaires // Vie et Milieu. 1950. T 1. Fasc. 2. P 163—177
113. Tuzet O. L'origine de la lignée germinale et la gametogenese chez les spongiaires // L'origine de la lignée germinale. Paris: Hermann. 1964. P. 79—114.
114. Tuzet O., Paris J. La spermatogenese, l'ovogenese, la fécondation et les premieres stades du développement chez *Octavella galangau* // Vie et Milieu. 1964. T. 15. P 309—327
115. Tuzet O., Pavans de Ceccatty M. La spermatogenese, l'ovogenese, la fecondation et les premiers stades du developpement d'*Hippospongia communis* Lmk. // Bull. Biol. 1958. T 92. P. 331—348.
116. Tuzet O., Garrone R., Pavans de Ceccatty M. Observation ultrastructurales sur la demosponge *Aplysilla rosea* Schulze (Dendroceratide): une metaplasie explique // Ann. Sci. Natur. Zool. Paris. 1970. T 12. P 27—50.
117. Tuzet O., Pavans de Ceccatty M., Paris J. Les Eponges sont-elles des colonies? // Arch. Zool. exp. gén. 1963. T. 102. P. 14—19.
118. Vacelet J. Etude monographique de l'éponge calcaire pharétronide de Méditerranée, *Petrobiona massiliana* Vacelet et Levi. Les pharetronides actuelles et fossiles // Recueil trav. statmar. Endoume. 1964. N 50. P 3—125.

119. *Vacelet J.* Quelques stades de la reproduction sexuée d'une éponge sphinctozaire actuelle // *Biologie des Spongiares*. Coll. Int. CNRS. 1979. N 291. P. 95—102.

120. *Weismann A.* Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung. Jena: G. Fischer Verlag. 1892. 628 s.

121. *Weissenfels N.* Bau und Funktion des Süßwasserschwamms *Ephydatia fluviatilis* L. (Porifera). VIII. Die Entstehung und Entwicklung der Kragengeisselkammern und ihre Verbindung mit dem aufführenden Kanalsystem // *Zoomorphology*. 1981. Vol. 98. P. 35—45.

122. *Wintermann G.* Entwicklungsphysiologische Untersuchungen an Süßwasserschwämmen // *Zool. Jahrb. (Anatomie)*. 1951. Bd 71. S. 427—486.

123. *Zalokar M.* Transplantation of nuclei into the polar plasm of *Drosophila* eggs // *Develop. Biol.* 1973. Vol. 32. P. 189—193.

РОСТОВЫЕ ПУЛЬСАЦИИ У ГИДРОИДНЫХ ПОЛИПОВ

Л. В. Белоусов, Ю. А. Лабас, Н. И. Казакова, Л. А. Баденко

Московский государственный университет

Институт эволюционной морфологии и экологии животных АН СССР, Москва

Ленинградская лесотехническая академия

Ростовые пульсации (РП) — это периодические (период — несколько минут) изменения линейных координат и формы растущих верхушек вегетативных побегов. Их следует отличать от другого, хотя и родственного, но не идентичного феномена — менее регулярных, но также периодических изменений диаметра более проксимальных областей ценосарка [28]

РП впервые обнаружил К. Сент-Илер у беломорских гидроидов еще в 1913 г. [206], затем они заново были открыты в 60-х годах [4, 145, 264]. На современном этапе их исследования большую роль сыграло применение метода графической регистрации РП на движущейся ленте чернильного самописца посредством фотоэлектронной установки, превращающей в электрические сигналы изменения освещенности поля зрения микроскопа, создаваемые ростовыми движениями края объекта [34]. В частности с помощью этого механографического метода РП были выявлены, кроме гидроидных полипов, также у губок, зародышей рыб, бурых и красных водорослей [33]. Если добавить к этому сведения о колебаниях сходных периодов у слизистых грибов [208] и в бластодиске куриного зародыша [203], станет ясным, что РП относятся к важному и почти неизученному классу морфофизиологических процессов. Авторы и ряд других исследователей (см. литературу) изучают морфогенетическую роль и цитофизические основы РП преимущественно на гидроидных полипах *Obelia loveni*, *O. longissima*, *O. flexuosa*, *Dynamena pumila* — обитателях литорали Белого моря.

КЛЕТОЧНЫЕ ОСНОВЫ РП (НА СВЕТООПТИЧЕСКОМ УРОВНЕ)

Цейтраферная микрокиносъемка в сочетании с гистологическим анализом [8, 5, 6, 21] показала, что за РП ответственны периодические изменения формы и ориентации клеток верхушечных отделов побегов (длиной 200—300 мкм). Эпидерма в этих уча-

стках плотно прилегает к перисарку. В так называемой фазе вытяжения и утолщения побега (в дальнейшем — фаза максимума РП) эпи- и гастродермальные клетки верхушечной зоны утолщаются и укорачиваются, в то же время несколько увеличиваясь в объеме (примерно на 10—20%) за счет вакуолизации (см. ниже). При этом они изгибаются, а затем поворачиваются в сторону ориентации, поперечной длинной оси побега, смещая в дистальном направлении свои внутренние концы вместе с базальной мембраной (к которой прикреплены внутренние концы эпидермальных клеток). Верхушка побега при этом также смещается в дистальном направлении (поступательном), на 5—40 мкм, зачаток расширяется, и его поверхность становится более рельефной. В противоположной фазе укорочения (фаза минимума РП) клетки верхушечной зоны сужаются, их внутренние концы опускаются вниз (проксимально) и зачаток укорачивается, однако не до прежней отметки, так как часть прироста, достигнутого на предыдущей фазе максимума, фиксируется быстро затвердевающим верхушечным перисарком. В конце фазы минимума внешние концы клеток отлипают от перисарка и быстро (со скоростью порядка 1 мкм/с) «проскальзывают» в дистальном направлении, меняя (в случае эпидермы) точку своей фиксации на внутренней поверхности перисарка и продвигаясь за одну РП на расстояние 10—15 мкм. Таким образом, в ходе последовательных РП эпидермальные клетки верхушечной зоны как бы «шагают», то опираясь на перисарк и подтягивая на себе базальную мембрану (фаза максимума), то меняя точку фиксации на внутренней поверхности перисарка и «отпуская» базальную мембрану (фаза минимума). Клетки гастродермы ведут себя, вероятно, сходно, но их поведение изучено слабее.

На большинстве изучавшихся особей *O. loveni* клетки верхушечной зоны входили в фазу максимума практически одновременно, но дальнейшие их повороты шли последовательно в проксимодистальном направлении. Скорость такой проксимодистальной «волны» вхождения клеток в поворот к поперечной ориентации — 30—70 мкм/мин. Фаза минимума наступает во всей верхушечной зоне значительно более синхронно, с разбросом не более нескольких секунд [21]

СВЯЗЬ РП С ФОРМОЙ ЗАЧАТКОВ

Посредством РП зачаток «лепит» свой мягкий верхушечный перисарк и тем самым создает свою форму. Сопоставляя «форму» РП (на механографических записях) с формой зачатков как в сравнительном аспекте (на 3 видах гидрополипов *Thecaphora* — *Campanulina lacerata*, *Obelia loveni*, *Dynamena pumila* и 2 видах гидрополипов *Athecata* — *Coryne* (Sarsia) *tubulosa* и *Eudendrium rameum*), так и по ходу развития вегетативных почек и, наконец, при экспериментальных (химических) воздействиях, модифици-

рущих «форму» РП (см. ниже), мы установили одну и ту же простую закономерность (рис. 1) более «узким» (остроконечным) РП соответствуют и более узкие зачатки, а более «широким» (платообразным) РП — более растянутые в поперечном направлении зачатки [7]. Интуитивно это соотношение можно объяснить тем, что, чем больше (в относительных единицах времени) близкий к максимуму период РП, тем больше величина деформации перисарка за одну РП. Поперечное растяжение зачатка требует деформации относительно более жесткого (более проксимального) перисарка, нежели чисто продольное растяжение, поэтому поперечное растяжение и достижимо лишь при достаточно «широких» РП. Моделирование на ЭВМ показало, что на основе подобных допущений можно воспроизвести формы зачатков, весьма близкие к реальным.

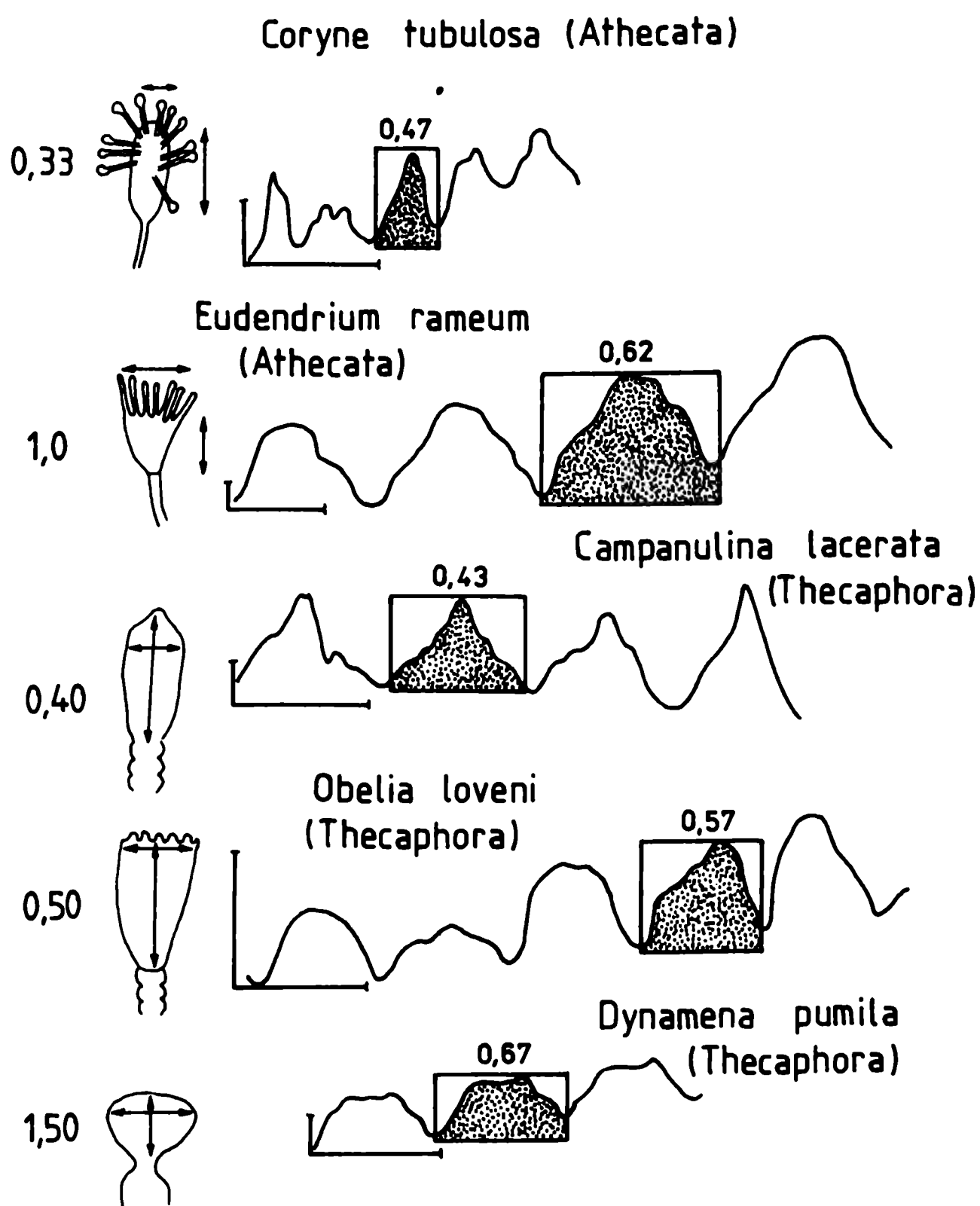


Рис. 1. Соотношение между формой гидрантов или гидротек (слева указано отношение поперечных и продольных размеров) и «профилями» записей ростовых пульсаций у различных видов гидроидных полипов

Более растянутым в поперечном направлении зачаткам соответствуют широкие «профили» ростовых пульсаций

ИЗМЕНЕНИЯ УЛЬТРАСТРУКТУРЫ ЭПИДЕРМАЛЬНЫХ КЛЕТОК В ХОДЕ РП

При соответствующей обработке (фиксация глутаральдегидом, заливка в эпон, срезы толщиной 1 мкм) уже на светоптическом уровне заметна существенная разница в вакуолизации клеток на разных фазах РП: в фазе максимума в клетках значительно больше вакуолей, нежели в фазе минимума РП [21]. Электронная микроскопия подтверждает, что в фазе максимума в цитоплазме верхушечных клеток содержится большое количество более или менее округлых вакуолей, а в фазе минимума они сливаются в узкие канальцы, ориентированные параллельно боковым поверхностям клеток. Иногда удается видеть открывание вакуолей в межклеточные пространства или в пространство под перисарком. Внесенная во внешнюю среду пероксидаза хрена уже через 5 мин обнаруживается в вакуолях. Все сказанное позволяет предположить, что система вакуолей сообщается с внешней средой, причем эта связь наиболее эффективна на фазе минимума, тогда как на фазе максимума отдельные вакуоли более обособлены друг от друга и от внешней среды. Способ и скорость образования вакуолей остаются неясными. Некоторые картины на внешней поверхности эпидермальных клеток можно трактовать как указания на экзо- или эндоцитоз, однако правдоподобнее, что значительная часть вакуолей возникла в будущих верхушечных клетках еще в начальном периоде образования почки (стадия эпителиальной плакиды (данные по И. В. Фесенко)). Дальнейшие предположения о характере функционирования вакуолярной системы пульсирующих клеток можно строить на основе данных по влиянию осмотических факторов на РП.

ОСМОТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ РП

Ряд данных указывает на то, что РП, по крайней мере отчасти, связаны с пульсациями осмотического давления в клетках, а также, весьма вероятно, в межклетниках и в гастрोцеле. Об этом свидетельствуют следующие факты: 1) объем клеток верхушечной зоны, как уже говорилось, возрастает на 10—20% в фазе максимума РП; 2) перисарк даже проксимальных районов свободно пропускает воду и ионы солей, удерживая в то же время высокомолекулярную органику; 3) как в двухслойных агрегатах, образованных сползшимися диссоциированными клетками *O. longissima*, *D. pumila* и других гидрондов (собственные данные), так и у пресноводной гидры [168] объем внутренней полости пульсирует с периодом в несколько минут, причем у гидры гидростатическое давление стебелька нарастает каждые 5 мин в связи с трансэпителиальным транспортом Na^+ и Cl^- ; 4) помещение объектов в гипотоническую среду, а также их инкубация с агентами, способствующими повышению цитоплазматической concentra-

ции одновалентных катионов, анионов и, соответственно, воды (ингибитор карбоангидразы диамокс, морская вода, разбавленная в 2.5 раза изотоническим раствором NaCl или LiCl, искусственная морская вода без Ca^{++} , ингибитор Na^+/K^+ -АТФазы оуабайн), останавливают РП в фазе максимума. По данным электронной микроскопии в цитоплазме клеток верхушечной зоны при этом появляется множество округлых вакуолей, не связанных с внешней средой. Напротив, гипертоническая среда, а также агенты, препятствующие проникновению в клетки Na^+ и Cl^- (замена Cl^- в морской воде хуже проникающим анионом SO_4^{--} — блокаторы хлорных каналов и Na^+/Cl^- транспорта, фуросемид и тиакриновая кислота), останавливают РП в фазе минимума. При этом наблюдается слияние вакуолей в обширные лакуны, имеющие выход во внешнюю среду.

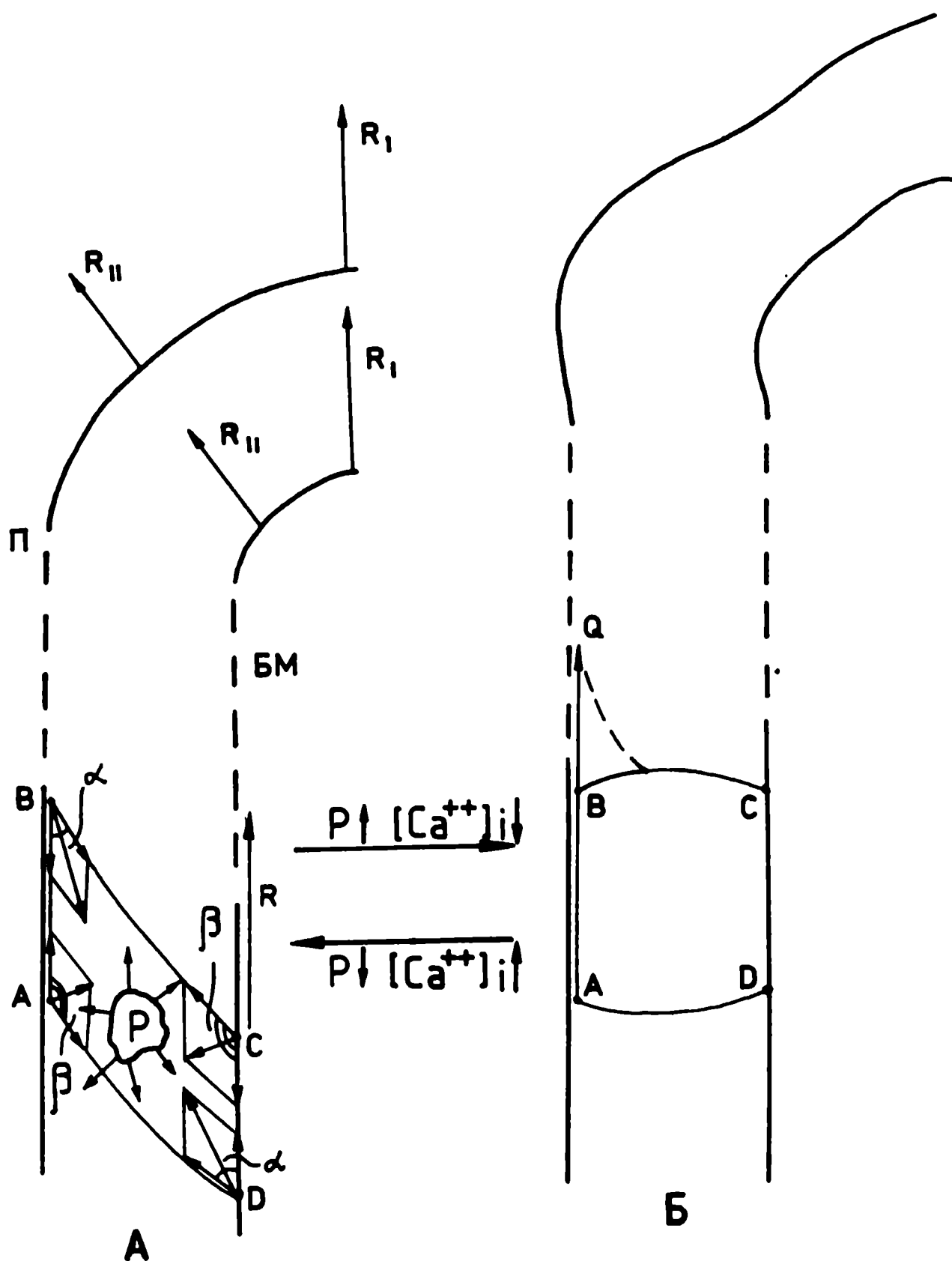


Рис. 2. Гипотетическая схема осмотических сил, порождаемых ими деформаций и сдвигов и изменения ионных концентраций в ходе ростовой пульсации
 Подробное объяснение — в тексте

Мы полагаем, что именно осмотические силы являются основным «исполнительным» механизмом РП. Способ их действия рисуется следующим образом. Переход к фазе максимума связан с транспортом одновалентных ионов и, вслед за ними, воды в вакуоли. Внутреннее гидростатическое давление в клетке P (рис. 2, A) при этом увеличивается и клеточная мембрана растягивается. Поскольку в острых углах клеток (рис. 2, A , α) направленные внутрь равнодействующие возросших сил натяжения мембраны больше таковых в тупых углах (рис. 2, A ; β), набухающая клетка спрямляется. Так как перисарк, к которому она прикрепляется апикальной поверхностью (рис. 2, A ; n), практически несмещаем, а базальная мембрана, к которой клетка крепится базальной поверхностью (рис. 2, A ; $БМ$), смещается, то спрямление клетки и приводит к дистальному смещению базальной мембраны (стрелка R на рис. 2, A). Это смещение, поддержанное соседними клетками, передается на верхушечный купол, приводя к его вытяжению и расширению (стрелки R_1 , R_{11} ; рис. 2, A). В результате побег приобретает конфигурацию, показанную на рис. 2, B . После этого следует переход к очередной фазе минимума: вакуоли сливаются и открываются во внешнюю среду, осмотическое (гидростатическое) давление падает, и клетка начинает сжиматься под действием упругого сокращения растянутой базальной мембраны. Описанное выше быстрое дистальное проскальзывание внешних концов клетки можно рассматривать как активный процесс скольжения по растянутому субстрату, аналогичный, возможно, выдвиганию лидирующего края фибробласта или выбросу филлоподий клетками многих беспозвоночных [128]. Активность данной фазы следует, в частности, из того, что именно она подавляется протеноформными ядами (2'4' ДНФ и СССР—С1)

Данная картина еще не содержит указаний на регуляторные механизмы РП. Излагаемые ниже данные направлены на уяснение именно этого аспекта.

ВЛИЯНИЕ ЭЛЕКТРИЧЕСКИХ ПОЛЕЙ ПОСТОЯННЫХ ТОКОВ НА РП

Нами были обнаружены отчетливые и резко полярные влияния внешних электрических полей на состояния клеток побега, соответствующие той или иной фазе РП [35], а именно, поле продольного постоянного тока напряженностью 1—3 В/см при плотности тока 20—150 мкА/мм² за время порядка минуты переводит (по крайней мере, лидермальные клетки) в состояние, соответствующее фазе максимума РП (клетки округлые и вакуолизированные), если внешний ток восходящий (катод у верхушки побега), и в состояние, соответствующее фазе минимума (клетки узкие, скошенные и провисшие), если внешний ток нисходящий (у верхушки побега — анод). Это состояние сохраняется в течение 20—40 мин, после чего РП могут возобновиться. Электронно-микроскопические картины клеток побегов, находящихся в восхо-

дующем и нисходящем полях, соответствуют таковым нормальных побегов на стадии максимума и минимума РП или же побегов, помещенных, соответственно, в гипо- и гипертоническую среду. На механограммах также регистрируется, соответственно, «подъем» или «провал» вершины побегов.

В поперечно-ориентированных электрических полях тех же параметров клетки, обращенные апикальной (внешней) стороной к катоду, приходят в состояние, характерное для фазы максимума, а обращенные базальной стороной к катоду — в состояние фазы минимума. При длительном воздействии поперечного поля побеги изгибаются в сторону анода.

По крайней мере, у *O. longissima* описанные клеточные реакции распространяются на весь ценосарк, включая и его проксимальные отделы. Однако молодые, только что заложившиеся почки реагируют на электрические поля значительно слабее или вообще не реагируют. В отдельных случаях наблюдалась реакция на электрические поля, обратная описанной. Дать объяснение этим случаям мы в настоящее время не можем.

Полярные реакции на внешние электрические поля зарегистрированы также у взрослых гидрантов (сильное вытяжение, раскрытие гипостома и венчика щупалец в восходящем поле, сужение гидрантов, сближение и сокращение щупалец в нисходящем поле) и в электростимулированных биолюминесцентных реакциях у *O. longissima* (биолюминесценция — только в восходящих полях). Отмечена также полярность спонтанных потенциалов действия, экстраклеточно отводимых между дистальными и проксимальными торцами вырезанного участка ценосаркального ствола *O. longissima* [35]. Быстрота зарегистрированных реакций позволяет думать, что в их основе лежит прямое влияние электрических полей на потоки ионов из внешней среды в клетки, нежели, например, более медленные процессы латерального электрофореза мембранных рецепторов или воздействие на цитоскелет. Более прямые данные в пользу нашей гипотезы приводятся в следующем разделе.

РОЛЬ ДВУХВАЛЕНТНЫХ КАТИОНОВ В РП

На регуляторную роль Ca^{++} в РП указывают следующие данные. Агенты, способствующие повышению концентрации цитоплазматического Ca^{++} ($[\text{Ca}^{++}]_i$), а именно Ca^{++} -ионофор А-23187, K^+ -деполяризация, гиперполяризующая безкалиевая среда останавливают РП в фазе минимума, а понижающие $[\text{Ca}^{++}]_i$ (искусственная морская вода без Ca^{++} и Ni^+) — останавливают РП в фазе максимума (замечим, однако, что использование ингибитора Ca^{++} -каналов дилтиазем-хлорида дало неоднозначные результаты) [9]. Благодаря участию В. П. Зинченко (ИБФ АН СССР) удалось измерить непосредственно относительные $[\text{Ca}^{++}]_i$ в побегах *D. pumila* и *O. longissima* на разных фазах

РП, а также в электрических полях противоположной направленности с помощью проникающего флуоресцирующего индикатора квин-2/АМ. Кальций-зависимую флуоресценцию — в полосе $\lambda=490$ нм регистрировали микроспектрофлуориметром, возбуждая ее череду щимися импульсами УФ света $\lambda=340$ нм (полоса поглощения квина, связанного с Ca^{++}) и $\lambda=365$ нм (полоса поглощения свободного квина). Затем определяли соотношение R_{340}/I_{365} (%). Оно (и, соответственно, $[\text{Ca}^{++}]_i$) в ходе нормальных РП оказалось наивысшим на высоте фазы минимума и наинизшим — на высоте фазы максимума. В электрических полях восходящего тока $[\text{Ca}^{++}]_i$ был достоверно ниже, чем в полях нисходящего тока. Этот вывод подтверждает гипотезу ионофоретической природы действия электрического тока на РП (стимуляция или подавление входа внешнего Ca^{++} в клетки), заставляя допустить при этом, что электронеовозбудимые Ca^{++} -каналы, расположены по большей части на дистопикальных сторонах клеточных мембран, или же электроразбудимые каналы — на проксимально-базальной стороне тех же мембран (гипотеза латеральной клеточной полярности [35]). Вместе с тем для понимания регуляторных механизмов РП решающее значение имеет вывод о том, что переход к фазе минимума сопряжен с подъемом $[\text{Ca}^{++}]_i$ и наоборот.

Весьма необычным оказалось действие Mg^{2+} . Повышение внешней концентрации Mg^{++} в 3—5 раз вызвало лишь усиление и заострение пиков РП, которые по-прежнему сопровождались ростом. Мощные островершинные РП могут продолжаться около 40 мин даже в изотоническом растворе MgCl_2 ($\text{pH} \approx 7.5$), где немедленно прекращаются линейный рост и мышечная подвижность. Напротив, в безмагниевой среде РП, в отличие от мышечных сокращений, немедленно угнетаются, а затем снова возобновляются и при этом временно усиливаются после возвращения организма в исходную среду [7, 36]. Эти данные во всяком случае свидетельствуют о немышечной природе РП.

ДРУГИЕ ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА РП

Ингибиторы синтеза белка быстро подавляются РП [263; наши данные]. Интересно, что у голодных животных эффект ингибиторов проявляется гораздо быстрее, нежели у сытых. Цитохалазин В тоже быстро останавливает РП на фазе минимума [126]. При этом в цитоплазме клеток наблюдается большое количество дезорганизованных вакуолей с частично разрушенными стенками. Колхицин также угнетает РП [263]. Дибутирильная форма цАМФ, а также ингибитор его фосфодиэстеразы кофеин вызывает у *D. pumila* и *O. longissima* в гидрантных (но не в столонных) почках полное отлипание клеток верхушечной зоны от перисарки. В результате, хотя РП продолжают, побег пульсирующим образом укорачивается внутри перисаркальной трубки.

При этом верхушечный пителий утрачивает свою нормальную структуру, дезинтегрируется и превращается в многослойный конгломерат ползающих клеток. Противоположные эффекты усиления РП, заострения их пиков, ускорения линейного роста и при этом часто аномального удлинения и сужения побегов обуславливает, наряду с уже упомянутым Mg^{2+} а также циклический ГМФ, ингибитор его фосфодиэстеразы теуфиллин, β -адреномиметик изопротеранол. Напротив, М-холиномиметик F-2268 и карбохолин вызывают замедление РП и аномальное расширение побегов. У *D. pumila* ти холиномиметики и дофаминоблокатор галоперидол избирательно угнетают РП центрального стволового зачатка в тройчатой мутовке, но, наоборот, усиливают РП боковых гидрантных почек, что, возможно, говорит о региональной специфике регуляторных механизмов этих движений [7]. Заметим, что у *D. pumila* центральный зачаток обычно пульсирует в противофазе с боковыми.

СЛОЖНАЯ ГАРМОНИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА РП

Машинный Фурье-анализ механограмм РП показал, что в этих движениях присутствуют по меньшей мере две или три независимые гармоник, указывающие, возможно, на присутствие нескольких автономных осцилляторов. Фазные соотношения между гармониками носят неустойчивый характер и меняются по ходу развития гидрантной почки [2]. По крайней мере, отчасти такая структура может рассматриваться как результат интерференции пульсаций в эпи- и гастродерме (в определенной степени автономных), а также интерференции верхушечных РП с менее регулярными ритмами проксимальных сокращений ценосарка. Нельзя исключить, однако, и сложной природы внутриклеточных осцилляторов.

НЕКОТОРЫЕ ИТОГИ: ГИПОТЕТИЧЕСКАЯ СХЕМА РЕГУЛЯЦИИ РП

Обильный и достаточно пестрый эмпирический материал, вкратце изложенный выше, еще не дает возможности построить законченную теоретическую модель РП, однако позволяет сделать некоторые предварительные выводы. Прежде всего, достаточно очевидно, что в основе РП лежат немышечные и, вероятней всего, осмотические механизмы: фаза максимума РП связана с подъемом гидростатического давления в клетках за счет транспорта одновалентных ионов и накачивания воды в вакуоли, а фаза минимума — с выбросом ионов и воды во внешнюю среду в результате слияния и открывания вакуолей. Вакуолярная система, по-видимому, в основном предсуществует в клетках верхушечной зоны данной почки с начала формирования последней, хотя нельзя исключить и более быстрой циркуляции вакуолей посредством эндо- и экзоцитоза. Основной активный и синхронизирующий про-

цесс в РП — фаза минимума, связанная, как говорилось, с подъемом $[Ca^{++}]$. Можно предположить, что в основе РП как автоколебательного процесса лежит контур «+ . —» обратных связей:

между $[Na^+]$ и $[Ca^{++}]$ $[Na^+] \xrightleftharpoons[\ominus]{\oplus} [Ca^{++}]$ Действительно,

нарастание $[Na^+]$ в вакуолях до некоторого предела на фазе максимума РП может повлечь за собой (в связи с замедлением откачки $[Na^+]$ в вакуоли) повышение концентрации этого иона также и в цитоплазме, что, как известно, вызывает выход Ca^{++} из внутриклеточных депо и ускорение Na^+/Ca^{++} обмена в плазмалемме при наличии соответствующего переносчика. Последнее событие стимулирует слияние вакуолей и их открывание во внешнюю (межклеточную) среду, что приводит к падению $[Ca^{++}]_i$. Эта схема сходна со схемой ростовых пульсаций в бластодиске куриного зародыша, предложенной Штерн [229]. С другой стороны, следует обратить внимание на важность контактов с растягиваемым перисарком для упорядочения колебательных процессов в пределах растущей верхушки и для самого поддержания ее нормальной гистоструктуры. В связи с этим можно предположить, что для перехода к очередной фазе минимума существен не только автономный внутриклеточный подъем $[Ca^{++}]_i$ по изложенному выше механизму, но и растяжение клеточных мембран, особенно — мембран внешней стенки, растягиваемым перисарком (рис. 2, Б; стрелка Q). Учитывая, что морфогенез, реализуемый у гидрополипов посредством РП, является в конечной инстанции механическим процессом, именно подобное механическое звено обратной связи могло бы эффективно его интегрировать. Данный механизм регуляции не противоречит ионному, поскольку известно, что механическое растяжение тканей как раз способствует выходу Ca^{++} из внутриклеточных депо [222]. Описанные выше эффекты воздействия циклических нуклеотидов, а также нейромедиаторов и их антагонистов указывают на присутствие верхних этажей регуляции РП, которые, однако, по всей видимости, имеют своей мишенью все те же процессы регуляции $[Ca^{++}]_i$. Несомненно, что в норме РП регулируются также и на генетическом уровне: это следует из описанных выше видовых различий РП. Генетическая обусловленность РП показана и непосредственно [261].

Из предыдущего изложения может показаться, что предложенная нами схема РП требует наличия перисарка и поэтому приложима только к гидроидам *Thecaphora*. Хорошо известно, однако, что РП наблюдается у гидроидов *Athecata* и у пресноводной гидры. В последнем случае в качестве опорных структур, заменяющих перисарк, может выступать базальная мембрана и гидравлический скелет.

Основной принципиальный вывод из изложенных выше данных о механизмах и функциях РП заключается в том, что кооператив-

ная клеточная подвижность представляет собой ничуть не менее реальный механизм формообразования, чем регионализация пролиферативных зон или те изменения формы клеток и их взаимной адгезивности, на которых основаны традиционные представления о морфогенетических процессах.

GROWTH PULSATIONS IN HYDROID POLYPES

L. V. Belousov, Ju. A. Labas, N. I. Kazakova, L. A. Badenko

Moscow State University; Institute of Evolutionary Morphology and Animal Ecology
Acad. Sci. USSR, Moscow; Leningrad Academy of Forestry

The paper reviews the morphogenetical role and cytophysiological mechanisms of growth pulsations (GPs) in hydroid polypes. The cellular basis of GP is the periodical vacuolization — devacuolization of the tip cells correlated with their reorientations. The direct correlation between the rudiment's shape and the shapes of GP «profiles» have been revealed. It is assumed that the osmotical forces serve as the main executive mechanism of GP.

The field of an ascending external current («—» at the rudiment's tip) stabilizes GP at the height of the upwards phase, whereas that of the descending current at the downwards phase. The concentration of free cytoplasmic Ca^{2+} appeared to be the greatest at the downwards phase and the lowest at the upwards phase. A tentative scheme of the ionic-osmotic GP regulation is suggested.

СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О КЛАССИФИКАЦИИ СТРЕКАТЕЛЬНЫХ КАПСУЛ CNIDARIA

О. В. Боженова

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

Одной из наиболее характерных особенностей типа Cnidaria является наличие стрекательных капсул (нематоцист, книд). По сложности и разнообразию строения, а также по широте выполняемых функций эти клеточные органеллы не имеют себе равных во всем животном царстве. Однако использование характеристик нематоцист в систематике и филогенетических построениях затруднено, ввиду отсутствия единой общепринятой классификации книд. Наиболее широко употребляемая и, на наш взгляд, в принципе удачная система нематоцист Вейла [244] нуждается в существенной перестройке в соответствии с накопившимися в литературе экспериментальными данными и критическими замечаниями, касающимися классификации стрекательных капсул отдельных групп Книдарий.

В настоящей работе мы попытаемся, основываясь на литературных данных и результатах собственных исследований немато-

цист у более чем 70 видов — представителей всех классов Cnidaria, привести классификацию Вейла в соответствие с современным уровнем знаний о стрекательных капсулах.

СТРОЕНИЕ СТРЕКАТЕЛЬНЫХ КАПСУЛ. ТЕРМИНОЛОГИЯ

Термины, употребляемые для описания морфологии стрекательных капсул, зачастую неоднозначны. Различные авторы употребляют одни и те же названия для обозначения разных частей и, наоборот, разные названия для одних и тех же частей книды, поэтому для ясности дальнейшего изложения кратко остановимся на строении нематоцисты и дадим определения основных терминов.

Нематоциста состоит из капсулы и отходящей от нее трубки (французское — tube; немецкое — Schlauch, Faden; английское — tube, thread) (рис. 1). Отверстие капсулы, через которое проходит трубка при выстреливании, закрыто крышечкой, или трехстворчатым клапаном, или каким-то другим образованием. Капсула располагается в стрекательной клетке (книдоците, нематоците). На внешней поверхности книдоцита имеется книдоциль, или ресничный конус, или кольцо микровиллей, которые, как предполагают, являются хемо- и механорецепторами, запускающими механизм выстреливания нематоцист.

В покое трубка уложена витками внутри капсулы. Стенка ввернутой трубки большинства книд образует 3 складки, идущие по левой стороне спирали (рис. 2). Это делает трубку более компактной и часто позволяет уместить очень длинную трубку в относительно небольшую капсулу. При выстреливании трубка выворачивается, спиральные складки расправляются, увеличивая ее диаметр и длину.

У большинства книд трубка имеет вооружение в виде шипов. Шипы, как правило, располагаются тремя правыми спиралями. Форма шипов, их размеры, шаг спиралей варьируют в широких пределах. Часто трубка делится на 2 отдела, различающихся характером вооружения и обычно также диаметром. В таком случае проксимальный отдел называется рукояткой (фр. — hampe; нем. — Schaft, Halsstück, Axenkörper; англ. — shaft, butt). Он обычно оснащен более крупными шипами и часто имеет больший диаметр. Дистальный отдел трубки называется нитью (фр. — tube terminal; нем. — Faden, Nesselschlauch; англ. — thread, tubule). Нить либо покрыта короткими шипами, либо невооружена. Длина нити варьирует в широких пределах, но, как правило, значительно превосходит длину рукоятки.

Иногда рукоятка, в свою очередь, подразделяется на 2 отдела: проксимально расположенную складчатую часть (нем. — Faltstück) и дистальную главную часть (нем. — Hauptstück). Складчатая часть имеет более слабое вооружение или совсем лишена шипов [209]

Строение трубки, ее форма, вооружение и подразделение на отделы служат основой для выделения различных типов, или категорий, книд. Обычно книдарии имеют несколько типов капсул. Набор стрекательных капсул, которыми обладает особь, вид или любой другой таксон, называется книдомом. Правда, первоначально термин «книдом» был введен для обозначения совокупности нематоцист особи [244]. Позднее Вернер [246] предложил называть книдомом совокупность стрекательных капсул, свойственных определенному виду. Однако в последнее время термин все чаще употребляется для обозначения набора книд таксона любого ранга. В этом смысле термин и будет использоваться в дальнейшем.

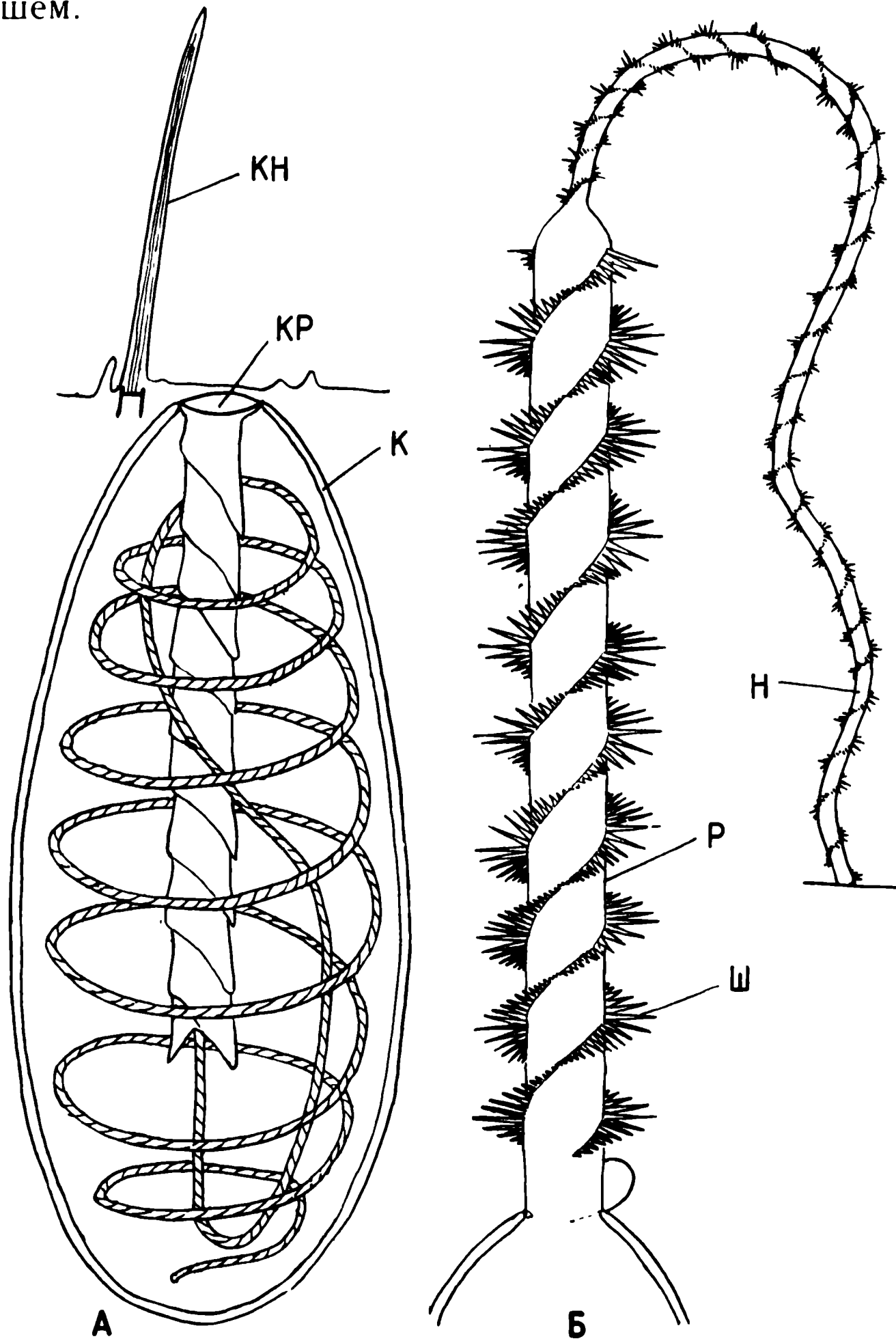


Рис. 1. Схема строения стрекательной капсулы:
 А — в покоем состоянии; Б — после выстреливания; к — капсула; кр — крышечка, кн — книдоциль, р — рукоятка; н — нить, ш — шипы

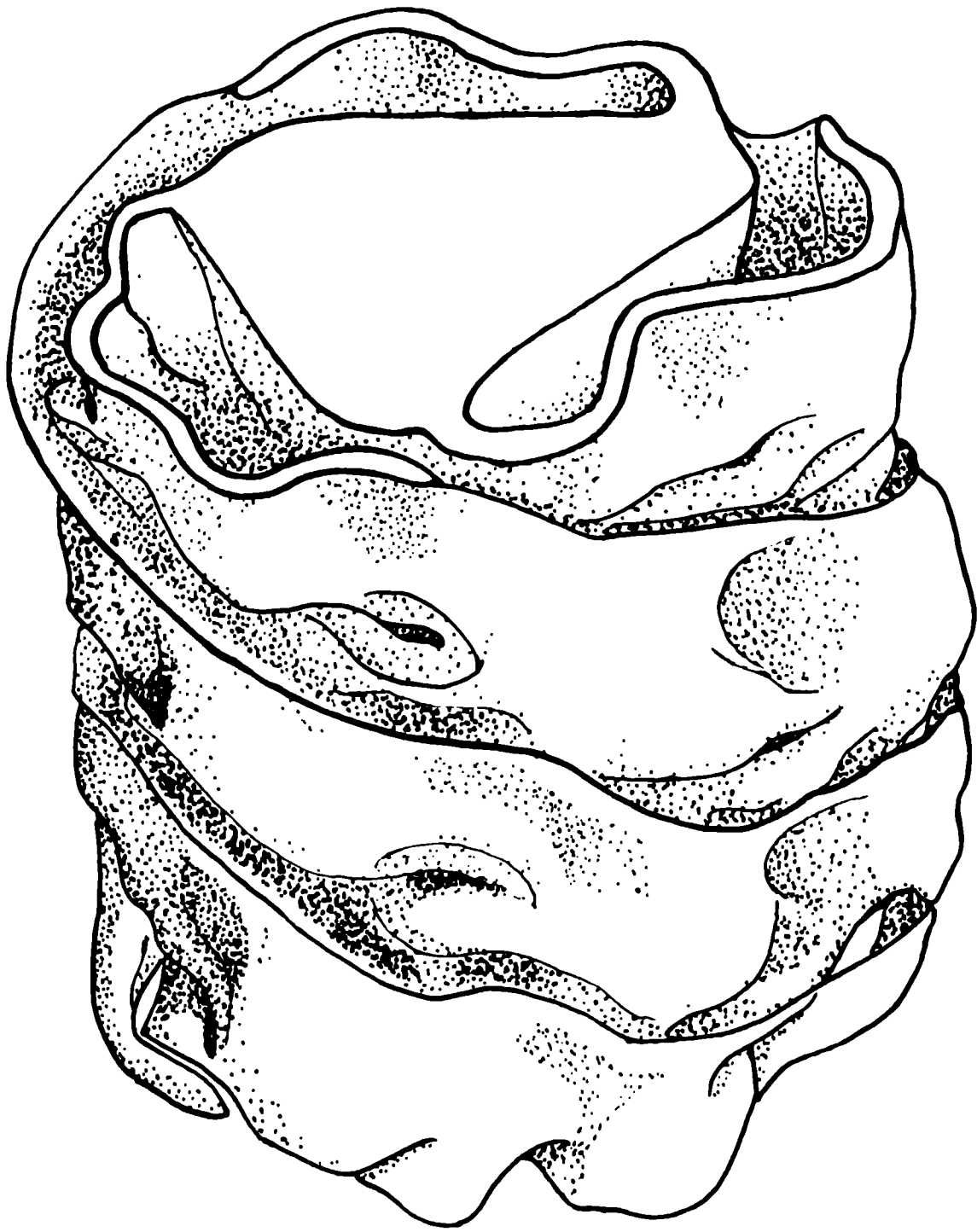


Рис. 2. Модель укладки невыстреленной стрекательной трубки изоризы голотрихи *Corynactis viridis* (Anthozoa) [219]

КЛАССИФИКАЦИЯ СТРЕКАТЕЛЬНЫХ КАПСУЛ

Первые попытки разобраться в многообразии книд, классифицировать их были предприняты еще во второй половине XIX—начале XX веков [137, 95, 266, 238, 216]. Предлагаемые системы основывались на форме, размерах, строении, распределении в организме нематоцист. Главным недостатком этих классификаций было то, что они охватывали книды небольших групп животных или даже одного вида и строились на основе несопоставимых и незначимых признаков; поэтому системы названных авторов не получили распространения.

Заслуживает внимания, пожалуй, только система Шульце [214, 215]. Она представляет интерес по двум причинам: во-первых, это — единственная система, в основу которой положены функции книд, а во-вторых, она до сих пор иногда используется [61, 19]. Шульце, исследуя нематоцисты нескольких видов гидры, разделил их на 4 типа: пенетранты, или пронзающие капсулы (стенотелы по системе Вейла, см, ниже), вольвенты, или опутывающие капсулы (десмонемы по Вейлу) и две разновидности

глютинант, или клейких капсул — более крупные с шипами на трубке — стрептолины (изоризы голотрихи по Вейлу) и мелкие, невооруженные стереолины (изоризы атрихи по Вейлу). Разницы в функциях стрептолин и стереолин автор найти не смог и был вынужден выделить эти типы на основании строения. Таким образом, уже на примере гидры видно, что разнообразие функций не может служить основой для классификации квид, так как морфологически разные капсулы могут выполнять сходные функции. При попытках применить систему Шульце к другим квидариям возникают дополнительные трудности, так как капсулы, сходные с глютинантами гидры морфологически, оказываются иногда пенетрантами по функции. Неправильно поэтому называть большими глютинантами изоризы голотрихи в общей классификации нематоцист квидарий, как это делает, например, Марискал [169]. В целом система Шульце, как и другие ранние системы, могла успешно применяться лишь при работе с той небольшой группой животных, для которых она была разработана.

Первая и практически единственная попытка классифицировать нематоцисты всех квидарий была предпринята Вейлом [244]. В основу системы им были положены особенности строения стрекательной трубки. Вейл выделил 18 категорий нематоцист, причем не включил в свою систему спироцисты, считая данные об их строении недостаточными для определения места этого типа квид в системе. В последующие годы было описано еще несколько категорий: микробазические *b*- и *p*-мастигофоры [111]; микробазические *q*-мастигофоры [121]; макробазические *p*-мастигофоры [121]; биропалоиды [245]; полиспир атрихи [224]; изоризы апотрихи [167]; изоризы меротрихи [246]; макробазические эврителы голотрихи [246]; микробазические эврителы семиофоры [124]; тумителы [223]; микробазические эврителы телотрихи [101]; спиротелы и аспиротелы [161]; анизоризы атрихи [162]; птихоцисты [176]. Необоснованность выделения ряда категорий (*q*-мастигофор, тумител, полиспир атрих) была показана вскоре после их описания [146, 209, 109]. Остальные категории были внесены в систему Вейла [169, 250], и в настоящее время система имеет вид, представленный в табл. 1. Все стрекательные капсулы квидарий здесь делятся на три основных типа — нематоцисты, спироцисты и птихоцисты. Такое деление нам представляется необоснованным.

Поводом для отделения спироцист от нематоцист первоначально послужило укоренившееся в литературе в конце прошлого века предположение о принципиально ином механизме выстреливания спироцист [95, 26]. Считалось, что трубка спироцист не выворачивается, а просто отрывается и выбрасывается из капсулы. Это обстоятельство казалось вполне убедительным аргументом в пользу особой природы спироцист. Позднее, однако, было показано, что спироцисты выстреливают так же, как остальные квиды. Тем не менее их продолжают противопоставлять немато-

цистам на основании ряда признаков: способности краситься кислыми красителями, тонкостенности и поперечной исчерченности внутренней поверхности капсулы, отсутствия крышечки, клапана и ресничного конуса, наличия в невыстреленной трубке палочковидных гранул секрета, которые образуют после выстреливания слизистый тяж, идущий по левой спирали вокруг трубки [209, 127, 175, 178, 172] Анализ литературного материала, однако, показывает, что большинство этих признаков характерно не только для спироцист, но и для некоторых нематоцист. Структура стенки капсулы спироцист отличается не больше, чем у разных категорий нематоцист между собой [253, 219] К тому же поперечная исчерченность внутренней стороны стенки капсулы имеется, например, у голотрих изориз *Corynactis viridis* [219, 174] Не подтверждается и предположение о разном химическом составе стенки капсулы спироцист и нематоцист [173] данные рентгеноспектрального анализа показывают их принципиальное сходство [171, 172]

Т а б л и ц а 1

**Классификация стрекательных капсул по Вейлу
(с дополнениями ряда авторов, см. текст)**

Нематоцисты

Группа I. Астомокниды — трубка без терминального отверстия

А. Ропалонемы — трубка невооруженная, булавовидная

I. Анакрофоры — трубка без апикального выроста (1)

II. Акрофоры — трубка с апикальным выростом (2)

В. Спиронемы — трубка вооруженная, не булавовидная

I. Гаплонемоиды — трубка не делится на рукоятку и нить

1. Десмонемы — трубка закручена спирально (3)

II. Гетеронемоиды — трубка делится на рукоятку и нить

1. Спиротелы — имеется нить, закрученная спирально (4)

2. Аспиротелы — нить отсутствует (5)

Группа II. Стомокниды — трубка с терминальным отверстием

А. Гаплонемы — трубка без хорошо выраженной рукоятки

I. Изоризы — трубка на всем протяжении одного диаметра

1. Атрихи — хорошо развитые шипы отсутствуют (6)

2. Базитрихи — шипы хорошо развиты только в основании трубки (7)

3. Меротрихи — шипы только на участке трубки, несколько отстоящем от основания (8)

4. Апотрихи — шипы хорошо развиты только в дистальной части трубки (9)

5. Голотрихи — шипы хорошо развиты по всей длине трубки (10)

II. Анизоризы — трубка слегка расширена в основании

1. Атрихи — трубка без шипов (11)

2. Гомотрихи — трубка с шипами, шипы одного размера (12)

3. Гетеротрихи — трубка с шипами, шипы крупнее у основания трубки (13)

В. Гетеронемы — трубка с хорошо выраженной рукояткой

I. Рабдоиды — рукоятка одного диаметра

1. Мастигофоры — рукоятка продолжается в нить

а. Микробазические — длина рукоятки не превышает трех длин капсулы

аа. Микробазические *b*-мастигофоры — в невыстреленной капсуле отсутствует воронковидное углубление в месте перехода рукоятки в нить (14)

бб. Микробазические *p*-мастигофоры — в невыстреленной капсуле имеется воронковидное углубление в месте перехода рукоятки в нить (15)

б — Макробазические — длина рукоятки больше четырех длин капсулы (16)

2. Амастигофоры — рукоятка не продолжена в нить

а. Микробазические — длина рукоятки не превышает трех длин капсулы (17)

б. Макробазические — длина рукоятки больше четырех длин капсулы (18)

II. Ропалоиды — рукоятка не одного диаметра

1. Моноропалоиды — рукоятка с одним расширением

а. Эврителы — рукоятка расширена в дистальной части

аа. Микробазические — длина рукоятки меньше трех длин капсулы

аа1. Гомотрихи — шипы на рукоятке одного размера (19)

аа2. Гетеротрихи — шипы на рукоятке разного размера, на нити нет большого шипа (20)

аа3. Семнофоры — шипы на рукоятке разного размера, нить с большим плоским шипом в средней части (21)

вв. Макробазические — длина рукоятки больше четырех длин капсулы

вв1. Телотрихи — шипы только на дистальной части рукоятки (22)

вв2. Меротрихи — шипы только на средней части рукоятки (23)

вв3. Голотрихи — шипы по всей длине рукоятки (24)

в. Стенотелы — рукоятка расширена в основании, три шипа особенно хорошо развиты (25)

2. Биропалоиды — рукоятка с двумя расширениями (26)

Спироцисты (27)

Птихоцисты (28)

Отсутствие крышечки или клапана также свойственно многим нематоцистам Anthozoa [212] Ресничного конуса нет, например, у голотрих изориз цериантарий и кораллиморфарий. На поверхности их книдоцитов так же, как у спироцист, имеется кольцо микровилей [177] Способность краситься кислыми красителями

также в разной степени присуща многим нематоцистам [216, 228, 218] Единственным признаком, действительно отличающим спироцисты, является наличие палочковидных гранул секрета внутри невыстреленной трубки [127, 178] Однако вряд ли этого достаточно для противопоставления спироцист всем остальным книдам, тем более, что пока не известно, как уложен секрет в клейких изоризах атрихах. Что касается левой спирали, которую образует секрет вокруг трубки после выстреливания, в отличие от правой спирали, образуемой шипами нематоцист, то здесь разница возникает именно из идентичности упаковки невыстреленной трубки тех и других капсул. Трубка спироцист, как и нематоцист, имеет 3 складки, идущие по левой спирали (см. рис. 2). При выстреливании складки расправляются, поворачивая трубку против часовой стрелки (если смотреть от основания трубки) [219] Это раскручивание трубки в направлении, обратном ходу спирали шипов, приводит у нематоцист к увеличению расстояния между спиралями (рис. 3. А). У спироцист поворот трубки приводит к закручиванию прилипающего к ней секрета в направлении поворота, т. е. против часовой стрелки, или в левую спираль (рис. 3, Б).

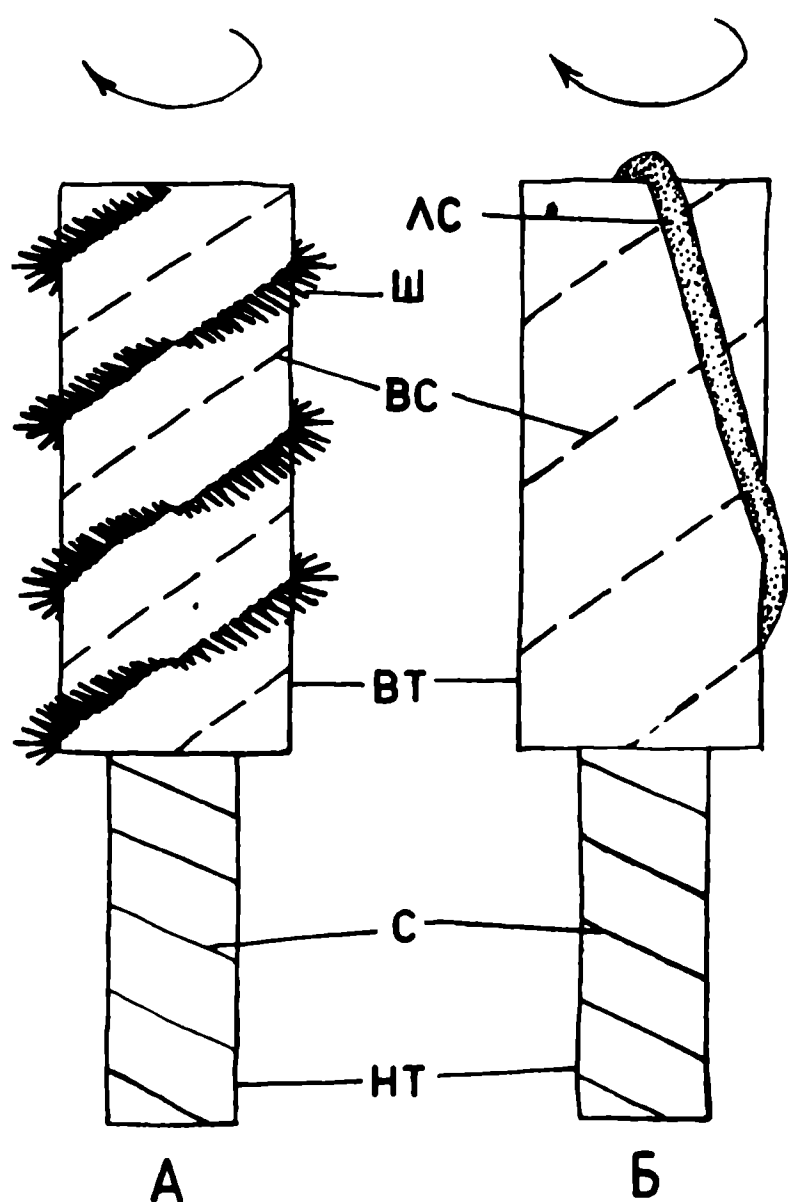


Рис. 3. Схема процесса выстреливания нематоцисты и спироцисты:

А нематоциста, Б спироциста, *ас* места, соответствующие вершинам спиральных складок невыстреленной трубки; *вт* — выстреленная трубка; *лс* — тяж липкого секрета; *нт* — невыстреленная трубка; *с* — спиральные складки невыстреленной трубки; *ш* — шипы (стрелками обозначено направление вращения трубки при расправлении спиральных складок)

Все сказанное, на наш взгляд, свидетельствует о том, что нет веских оснований для отделения спироцист от нематоцист.

Неубедительным представляется и противопоставление всем остальным книдам птихоцист-капсул, из которых строят свои жилые домики цериантарии. Птихоцисты отличаются от нематоцист, во-первых, отсутствием трех спиральных складок на невы-

стреленной трубке. Вместо них образуется несколько продольных складок. Во-вторых, трубка не имеет терминального отверстия, тогда как все остальные книды Anthozoa считаются стомокнидными (с отверстием). В-третьих, невыстреленная трубка птихоцист красится и кислыми, и основными красителями [176]. Наиболее серьезным представляется первое отличие. Однако мы склонны рассматривать отсутствие спиральных складок как явление вторичное и считать это результатом приспособления капсул к выполнению необычной функции. Кроме того, среди нематоцист также имеются книды, лишенные типичной трехскладчатой упаковки трубки — ропалонемы сифонофор [218]. На втором признаке мы остановимся ниже. Что касается окраски, то ранее уже отмечалось, что многие нематоцисты способны краситься как кислыми, так и основными красителями.

Таким образом, мы считаем, что все книды должны рассматриваться как одна большая группа — нематоцисты.

Нам представляется неоправданным и деление нематоцист на астомокниды и стомокниды (см. табл. 1). Прямых доказательств существования терминального отверстия, насколько нам известно, нет. Вейл судил о его наличии на том основании, что содержимое капсулы выделяется на кончике полностью вывернутой трубки [244]. Сомнения в существовании отверстия возникают, если вспомнить, что нить стомокнид обычно очень длинная и редко выстреливает до конца. Это недавно экспериментально подтверждено выстреливанием нематоцист в вязкой среде, сравнимой по плотности с тканями жертвы [235]. Следовательно, концевое отверстие, даже если оно имеется, может использоваться в очень редких случаях. Напротив, неоднократно отмечалось, что какие-то вещества выделяются на трубке по всей ее длине уже при частичном выворачивании [255, 181, 209, 235]. Не удалось обнаружить концевое отверстие и при тщательном электронномикроскопическом исследовании типичных стомокнид — стенотел гидры [235]. Что касается выделения содержимого на кончике трубки, то не исключено, что при полном выстреливании трубка может прорываться на конце под действием давления внутрикапсулярной жидкости. Но даже если это отверстие все-таки имеется у стомокнид и отсутствует у астомокнид, это не может служить достаточным основанием для объединения в одну группу астомокнид морфологически различных капсул явно разного происхождения. Эта группа должна быть расформирована. Десмонемы мы предлагаем отнести к изоризам, спиротелы и аспиротелы — к микробазическим эврителам, а акрофоры и анакрофоры — к анизоризам. В пользу последнего говорит и точка зрения Рассела [205], что это своеобразные книды являются остановившимися в своем развитии анизоризами гомотрихами.

Нам представляется также неправильным отнесение биропалоидов к гетеронемам (см. табл. 1). Наши исследования на *Tottonia contorta* и *Apoletia uvaria* показали, что трубка биро-

палоидов не делится на рукоятку и нить, и, следовательно, это — гаплонемы анизоризы. В пользу отнесения этой категории к анизоризам гаплонемам говорит и сходство вооружения трубки (за исключением крупных шипов на расширениях) с анизоризами гомотрихами других сифонофор. Кроме того, у *Ramosia vitiazi* найдены биропалоиды с тремя расширениями. Все это требует изменения диагноза и названия категории. Мы предлагаем называть эти капсулы булофорами (от лат. *bulla* — пузырь, выпуклость).

Нам кажется оправданной ликвидация категории изориз базитрих, идентичность которых *b*-рабдоидам была убедительно показана как для кний Anthozoa [121, 252, 253, 209], так и для Hydrozoa [191, 192]

Мы считаем, что изоризы меротрихи также нужно отнести к *b*-рабдоидам, так как это — просто рабдоиды, рукоятка которых имеет складчатую часть, что нередко встречается у рабдоидов и не может служить основанием для выделения новых категорий [209, 210]

Нам кажется неправильным и сохранение группы амастигофор. Еще в 1955 г. Кутресс [121] обнаружил, что амастигофоры имеют короткую нить, и предложил ликвидировать эту категорию. Ряд авторов, однако, считает, что короткая нить достаточно хорошо отличает амастигофоры от мастигофор, имеющих длинную нить [146, 246, 169]. Несостоятельность этой точки зрения, на наш взгляд, убедительно доказана исследованиями Шмидта [209, 210, 211]. Он показал, что разница между отдельными подкатегориями *p*-рабдоидов зачастую больше, чем между амастигофорами и некоторыми *p*-рабдоидами. Это представляется достаточным основанием для отнесения амастигофоров к *p*-рабдоидам.

Нуждается в перестройке и часть системы, включающая мастигофоры (см. табл. 1). Однако здесь данные, накопившиеся по классификации рабдоидов Anthozoa, не могут быть приведены в соответствие с общей системой нематоцист и вынуждают разделить классификацию кний Anthozoa от таковой остальных классов. Разница в строении их нематоцист позволяет предположить, что в целом многообразие кний складывалось в процессе филогенеза независимо в этих основных стволах Книдарий — у Anthozoa, с одной стороны, и у Scyphozoa, Cubozoa, Hydrozoa, с другой. На это указывает наличие крышечки и книдоциля у всех кний последних трех классов [253]. У Anthozoa нет этих образований, а вместо них имеются трехстворчатый клапан и различные по строению рецепторы — ресничные конусы, кольца микровиллей и др. [170, 177]. На независимость эволюции книдома в этих стволах указывает и то, что основное многообразие кний образуется здесь на основе разных типов капсул: у Anthozoa на основе рабдоидов, а у остальных классов — на основе ропалоидов. То, что Вейлу удалось классифицировать все нематоцисты

вместе, обусловлено общими тенденциями развития нематоцист и независимым возникновением сходных капсул в этих стволах. Отделение классификации книд Anthozoa придает системе более естественный характер, и, кроме того, делает системы в пределах каждого ствола менее громоздкими.

Остановимся вначале на мастигофорах Anthozoa. Сходство макробазических амастигофоров с микробазическими *p*-мастигофорами, отмеченное выше, не позволяет подразделять их на основании длины рукоятки [209, 210], поэтому все рабдоиды здесь делятся на *b*- и *p*-рабдоиды. Разработанная Шмидтом система подкатегорий *p*-рабдоидов кажется не достаточно ясной и нуждается, на наш взгляд, в доработке. В частности, трудно согласиться в объединении в одну подкатегорию *A* очень своеобразных рабдоидов Antipatharia и некоторых рабдоидов актиний; недостаточно ясны различия между некоторыми подкатегориями. Пока же мы считаем целесообразным разделить *p*-рабдоиды на гоплотельные (с вооруженной нитью) и аноплотельные (не имеющие шипов на нити), как это неоднократно предлагалось ранее [244, 209]. В целом система книд Anthozoa представлена в табл. 2. Изображения разных типов книд приведены на рис. 4.

Т а б л и ц а 2

Классификация нематоцист Anthozoa

Нематоцисты

А. Гаплонемы — трубка не делится на рукоятку и нить

I. Изоризы — трубка примерно одного диаметра

1. Атрихи — трубка без шипов, в невыстреленном состоянии имеет три спиральные складки, после выстреливания не образуется левой спирали из липкого секрета (1)

2. Спироцисты — трубка без шипов, в невыстреленном состоянии имеет три спиральные складки, после выстреливания образуется левая спираль из липкого секрета (2)

3. Птихоцисты — трубка без шипов, в невыстреленном состоянии уложена в несколько продольных складок, после выстреливания не образуется левой спирали из липкого секрета (3)

4. Голотрихи — трубка с шипами (4)

II. Анизоризы — трубка заметно расширена у основания

1. Гетеротрихи — размер шипов постепенно уменьшается от основания к концу трубки (5)

В. Гетеронемы — трубка делится на рукоятку и нить

I. Рабдоиды — рукоятка на всем протяжении одного диаметра

1. *b*-рабдоиды — в невыстреленной капсуле нет воронковидного углубления в месте перехода рукоятки в нить (6)

2. *p*-рабдоиды — в невыстреленной капсуле имеется воронковидное углубление в месте перехода рукоятки в нить (7)

а. Гоплотельные — нить вооружена (7a)

б. Аноплотельные — нить не вооружена (7b)

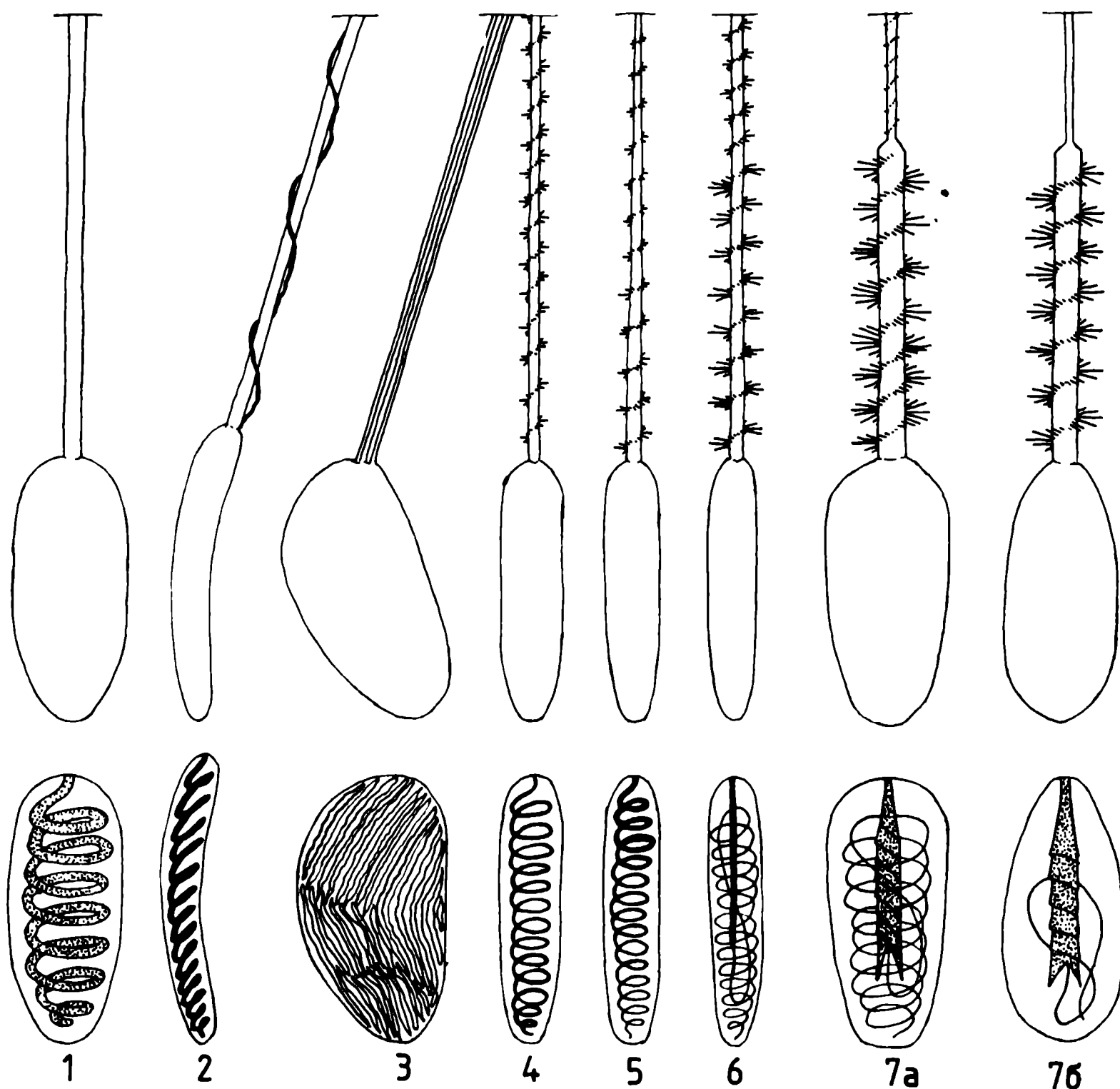


Рис. 4. Нематоцисты Anthozoa:

1 — изориза атриха; 2 — спироциста; 3 — пликосица; 4 — изориза голотриха; 5 — анизориза гетеротриха; 6 — *b*-рабдоид; 7а — гоноплотельный *r*-рабдоид; 7б — аноплотельный *r*-рабдоид

Рабдоиды Cubozoa и Hydrozoa изучены менее основательно. Пока кажется оправданным сохранение здесь категории макро-базических рабдоидов и деление микробазических рабдоидов на «*b*» и «*r*». При этом *b*-рабдоиды объединяют бывшие базитрихи, меротрихи и часть микробазических мастигофоров. Отметим, что у Hydrozoa не всегда удастся рассмотреть воронковидное впячивание на конце рукоятки. В таких случаях достаточно отнести эти капсулы к рабдоидам. В целом классификация книд Scyphozoa, Cubozoa и Hydrozoa представлена в табл. 3, а изображения отдельных категорий нематоцист — на рис. 5.

Несмотря на проведенные изменения, обе системы по-прежнему носят искусственный характер. В дальнейшем представляется целесообразным по мере накопления данных о книдоме подразделять категории, объединяющие капсулы явно разного происхождения (например, *r*-рабдоиды, микробазические эврителы гетеротрихи) на подкатегории, что облегчит использование характеристик книдома в систематике и филогенетических построениях.

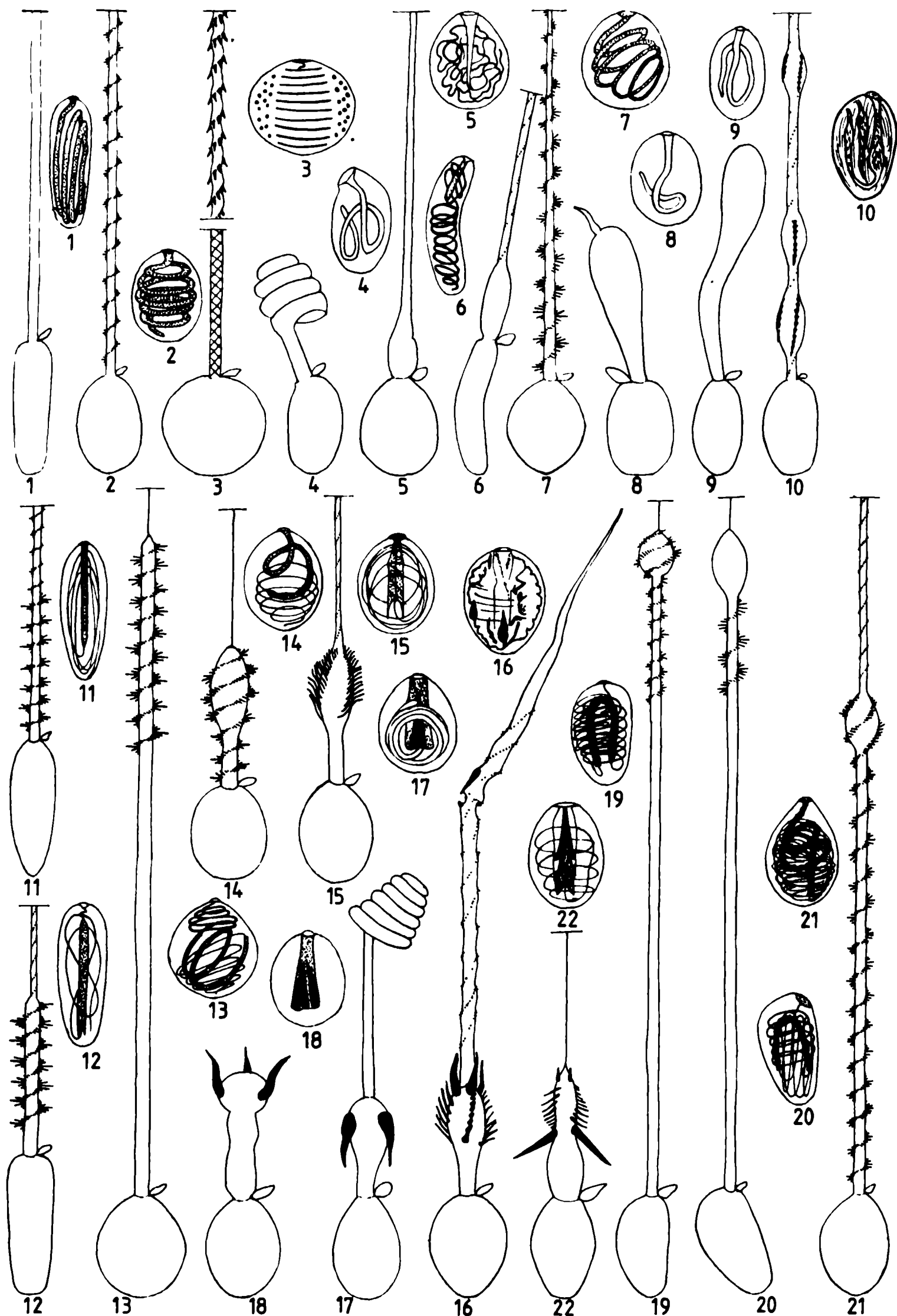


Рис. 5. Нематоцисты Scyphozoa, Cubozoa и Hydrozoa:

1 — изориза атриха; 2 — изориза голотриха; 3 — изориза апотриха; 4 — десмонема; 5 — анизориза атриха; 6 — анизориза гомотриха; 7 — анизориза гетеротриха; 8 — акрофор; 9 — анакрофор; 10 — булофор; 11 — в-рабдоид; 12 — р-рабдоид; 13 — макробазический рабдоид; 14 — микробазическая эвритела гомотриха; 15 — микробазическая эвритела гетеротриха; 16 — микробазическая эвритела семнофора; 17 — спиротела; 18 — аспиротела; 19 — макробазическая эвритела телотриха; 20 — макробазическая эвритела меротриха; 21 — макробазическая эвритела голотриха; 22 — стенотела

Классификация нематоцист Scyphozoa, Cubozoa, Hydrozoa

Нематоцисты

А. Гаплонемы — трубка не делится на рукоятку и нить

I. Изоризы — трубка примерно одного диаметра

1. Атрихи — трубка без шипов (1)
2. Голотрихи — трубка с шипами по всей длине, шипы располагаются тремя рядами (2)
3. Апотрихи — трубка с шипами в апикальной части, шипы располагаются тремя рядами (3)
4. Десмонемы — трубка с шипами по всей длине, шипы располагаются в один ряд; трубка после выстреливания скручивается в спираль (4)

II. Анизоризы — трубка не одного диаметра

1. Атрихи — трубка без шипов, не булавовидная (5)
2. Гомотрихи — трубка с шипами, шипы одного размера (6)
3. Гетеротрихи — трубка с шипами, размеры шипов постепенно уменьшаются в направлении от основания к концу трубки (7)
4. Акрофоры — трубка без шипов, булавовидная, с апикальными выростами (8)
5. Анакрофоры — трубка без шипов, булавовидная, без апикального выроста (9)
6. Булофоры — трубка с шипами, имеются 2—3 расширения, несущие более крупные шипы (10)

В. Гетеронемы — трубка делится на рукоятку и нить

I. Рабдоиды — рукоятка одного диаметра

1. Микробазические — длина рукоятки не превышает трех длин капсулы
 - а. *b*-рабдоиды — в невыстреленной капсуле нет воронковидного углубления в месте перехода рукоятки в нить (11)к
 - б. *p*-рабдоиды — в невыстреленной капсуле имеется воронковидное углубление в месте перехода рукоятки в нить (12)
2. Макробазические — длина рукоятки больше четырех длин капсулы (13)

II. Ропалоиды — рукоятка не одного диаметра

1. Эврителы — рукоятка расширена дистально
 - а. Микробазические — длина рукоятки меньше трех длин капсулы
 - а1. Гомотрихи — шипы на рукоятке многочисленные, одного размера (14)
 - а2. Гетеротрихи — шипы на рукоятке многочисленные, разного размера, нить без плоского шипа (15)

- а3. Семиофоры — шипы на рукоятке многочисленные, разного размера, нить с большим плоским шипом посередине (16)
- а4. Спиротелы рукоятка несет три больших шипа, нить после выстреливания закручивается в спираль (17)
- а5. Аспиротелы рукоятка несет три больших шипа, нити нет (18)
- б. Макробазические — длина рукоятки больше четырех длин капсулы
 - б1. Телотрихи — шипы только в дистальной части рукоятки (19)
 - б2. Меротрихи шипы только в средней части рукоятки (20)
 - б3. Голотрихи шипы по всей рукоятке (21)
- 2. Стенотелы рукоятка расширена проксимально, три шипа особенно хорошо развиты (22)

PRESENT VIEWS ON THE CLASSIFICATION OF THE NEMATOCYSTS OF CNIDARIA

O. V. Bozhenova

Zoological Institute Ac. Sci. USSR, Leningrad

Study of the literature and the author data on nematocysts of the 70 species of all classes of Cnidaria showed, that the most conventional Weil's classification of the nematocysts (1934) must be changed. The division of cnidae into spirocysts, nematocysts and ptychocysts seems to be groundless. All cnidae must be regarded as nematocysts. The group of astomocnidae is abolished because it includes morphologically different and unrelated nematocysts. The birhopaloides are haplonemes and have 2—3 broadenings of the tube, so their name is replaced by bulophores. Basitriches, merotriches and microbasic *b*-mastigophores are united in *b*-rhabdoides; amastigophores and microbasic *p*-mastigophores — in *p*-rhabdoides. The classification of the nematocysts of Anthozoa are separated from the classification of the nematocysts of Scyphozoa, Cubozoa and Hydrozoa.

ВОЗМОЖНЫЕ ПУТИ ЭВОЛЮЦИИ СТРЕКАТЕЛЬНЫХ КАПСУЛ CNIDARIA

О. В. Боженова, С. Д. Гребельный, С. Д. Степаньянц

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

Стрекательные капсулы Cnidaria явились предметом большого числа исследований [244, 111, 246, 169, 212] Накопившиеся к настоящему времени данные о строении нематоцист и о книдоме

(терминологию см. с. 57—71 данного сборника) различных групп позволяют предположить, как могли идти преобразования стрекательных капсул в ходе эволюции.

Сходство строения всех книд убедительно показывает, что стрекательные капсулы *Cnidaria* имеют монофилетическое происхождение, т. е. все их многообразие возникло в процессе последовательной эволюции.

Чтобы подойти к пониманию эволюции книдома, попытаемся представить, как была устроена наиболее древняя стрекательная капсула. Казалось бы, логично предположить, что она имела простейшее строение, т. е. обладала невооруженной трубкой. Насколько известно, и неоднократно возникающие у *Protozoa* стрекательные капсулы все имеют трубку без шипов [82, 125, 67], однако у *Cnidaria* примитивных невооруженных нематоцист мы не находим. Все существующие сейчас невооруженные книды, по-видимому, утратили шипы вторично, так как известны эти нематоцисты лишь в эволюционно продвинутых группах (например, у *Cubozoa*, *Siphonanthae*, *Actiniaria*). Кроме того, у этих животных, помимо невооруженных, непременно присутствуют нематоцисты с трубкой, покрытой шипами. Таким образом, трубка с шипами, очевидно, возникла на очень ранних этапах эволюции *Cnidaria*.

Одинаковый характер расположения шипов тремя правыми спиралями у представителей всех классов свидетельствует о том, что шипы возникли еще до отделения *Anthozoa* от протокнидарий (рисунок, см. вклейку). О раннем обособлении *Anthozoa*, однако, говорит, наряду с отсутствием медузоидной стадии, наличие только полых щупалец и эктодермальной глотки и то, что их нематоцисты лишены книдоциля и оперкулюма, свойственных книдам остальных классов [253]. Дальнейшее развитие книдома шло, по-видимому, независимо — у *Anthozoa*, с одной стороны, и у *Scyphozoa*, *Cubozoa*, *Hydrozoa* — с другой. В эволюции нематоцист ясно прослеживаются две тенденции: 1) дифференциация вооружения и подразделение единой трубки на рукоятку и нить, 2) редукция вооружения.

У *Anthozoa* дифференциация вооружения привела к раннему образованию рабдоидов. Вначале это были *b*-рабдоиды со слабо развитой рукояткой (у *Octocorallia*). Дальнейшее увеличение размеров шипов рукоятки привело к образованию *p*-рабдоидов. Этот тип книд, по-видимому, возник у *Seriantharia* независимо от других *Anthozoa*, так как он отсутствует у более примитивных семейств цериантарий. В этом отряде ясно прослеживается сходство *p*-рабдоидов сем. *Arachnanthidae* с *b*-рабдоидами примитивных семейств. Кроме того, *p*-рабдоиды цериантарий значительно отличаются по форме капсулы и рукоятки от *p*-рабдоидов остальных *Anthozoa*. Вообще *p*-рабдоиды — наиболее изменчивый тип стрекательных капсул у *Anthozoa*. У ряда групп проявляется тенденция к удлинению рукоятки и укорочению нити рабдоидов, достигающая максимального выражения у *Corallimorpharia*.

В этом отряде капсулы, которые обычно относят к изоризам голотрихам, фактически являются р-рабдоидами с очень длинной рукояткой и короткой рудиментарной нитью [121, 148]

Редукция вооружения привела на ранних этапах эволюции Anthozoa к образованию клейких книд, лишенных шипов — спироцист (см. рис.) Их нет только у восьмилучевых кораллов. Возникают и другие невооруженные нематоцисты — птихоцисты цериантарий и изоризы атрихи актиний.

Обращает на себя внимание бедность книдома Ptychodactiaria, отсутствие у них рабдоидов. По-видимому, это — вторичная утрата, связанная с узкой специализацией питания. Недавно показано, что *Preactis millardae*, например, питается исключительно альционариями [130]

В стволе Scyphozoa, Cubozoa, Hydrozoa также на ранних этапах эволюции появляются нематоцисты с трубкой, подразделенной на рукоятку и нить. Однако здесь в группах, стоящих ближе к основанию ствола (Scyphozoa, Cubozoa), возникают не рабдоиды, как это было у Anthozoa, а книды, рукоятка которых имеет расширение — микробазические эврителы гетеротрихи и позже, по-видимому, от них — стенотелы. В дальнейшем возникает еще несколько категорий эврител; удлинение рукоятки приводит к образованию макробазических эврител у ряда представителей Limnomedusae и Athecata [104] Несмотря на разнообразие строения большинство эврител, по-видимому, связано общим происхождением и развилось на основе микробазических эврител гетеротрих. Однако в ряде групп эврителы возникают независимо: например у сем. Haleciidae и Plumulariidae (Thecaphora) они развились из рабдоидов, на что указывает их внешнее сходство с рабдоидами близких семейств и отсутствие эврител у остальных Thecaphora.

Более однородную группу составляют стенотелы, которые, судя по сходству строения и распространению во всех отрядах Cubozoa и Hydrozoa (кроме Thecaphora), связаны общим происхождением.

Рабдоиды Cubozoa и Hydrozoa очень разнообразны и, по-видимому, возникали неоднократно. Они появляются уже у Cubozoa, однако здесь они имеются только у более эволюционно продвинутого семейства Chirodropidae и происходят, очевидно, от эврител, о чем свидетельствует наличие в семействе Carybdeidae, наряду с типичными эврителами, книд переходного между эврителами и рабдоидами строения. Среди Limnomedusae рабдоиды имеются только у рода *Olindias*. Это обстоятельство, а также их несходство с рабдоидами других Hydrozoa вряд ли допускает общее происхождение гидрозойных рабдоидов. В целом разнообразие строения рабдоидов и неполнота их описания в ряде групп Hydrozoa не позволяют сейчас с уверенностью сказать, какие из рабдоидов связаны общим происхождением, а какие возникли независимо.

Тенденция к редукции вооружения проявляется в образовании книд с одним рядом шипов (десмонемы) и совсем без шипов (клеякие атрихи Cubozoa и Stauromedusae, ропалонемы сифонофор).

Десмонемы всех групп довольно сходны по строению и, вероятно, представляют собой монофилетический тип. У Siphonanthae и некоторых Athecata (Proboscidae) десмонемы имеют длинную нить, закручивающуюся после выстреливания неплотно прилегающими витками. По-видимому, это — наиболее примитивные десмонемы, сохранившие сходство с капсулами, от которых они произошли (изоризами голотрихами). Интересно отметить, что у Cubozoa трубка изориз голотрих иногда закручивается в спираль после выстреливания, подобно трубке десмонем [202]

Обращает на себя внимание бедность книдома Thesaurhoa, в частности, отсутствие у них десмонем. У большинства представителей имеются только рабдоиды и голотрихи, очень редко появляются эврителы. По-видимому, обеднение книдома здесь связано с образованием теки, в которую гидрант прячется полностью.

В целом сравнительный анализ книдома разных филогенетических ветвей книдарий показывает следующее:

1. Параллельные изменения в строении нематоцист могут приводить к возникновению книд, настолько сходных друг с другом морфологически, что их относят к одной категории. Примером этому могут служить изоризы атрихи ставромедуз и Cubozoa; *p*-рабдоиды актиний и цериантарий.

2. Сходные морфологически книды могут происходить от книд разного строения. Например, *p*-рабдоиды цериантарий происходят от *b*-рабдоидов, а *p*-рабдоиды Cubozoa — от эврител.

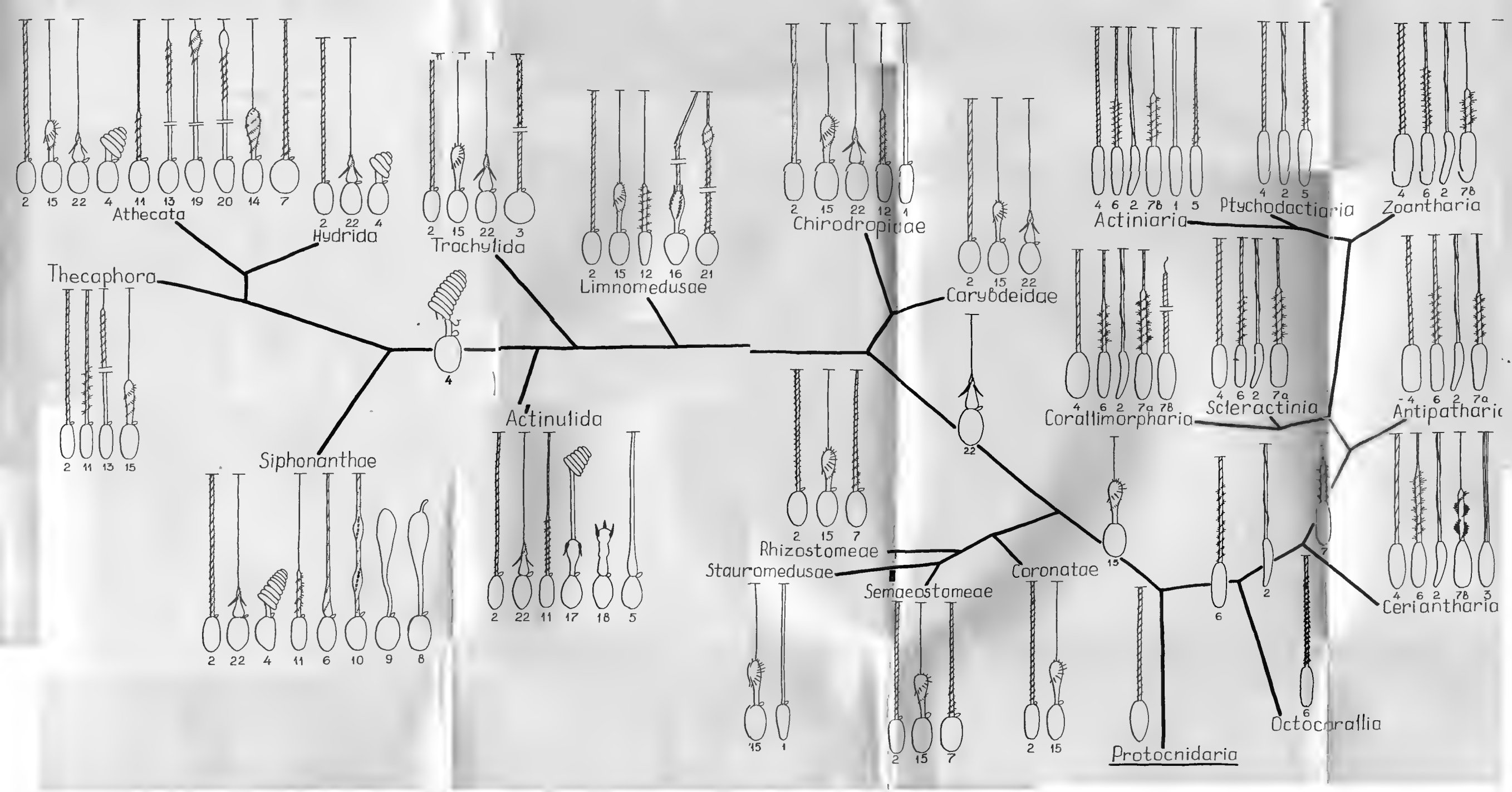
3. Сходные функционально типы книд могут возникать в процессе эволюции из разных капсул-предшественниц, сохраняя различия в строении. Примером этому могут служить липкие атрихи Cubozoa и спироцисты Actiniaria.

THE POSSIBLE WAYS OF THE CNIDARIA NEMATOCYSTS EVOLUTION

O. V. Bozhnova, S. D. Grebel'nyi, S. D. Stepanjants

Zoological Institute Ac. Sci. USSR, Leningrad

New suggestion about the way of the nematocysts transformation during the evolution is advanced. The nematocysts with the thorny tube originated on the early stages of evolution of Cnidaria, before the Anthozoa separating from protocnidaria. Then cnidom developed in Anthozoa on the one hand and in Scyphozoa, Cubozoa, Hydrozoa — on the other hand independently. There are two trends of the nematocysts transformation in the first and second lines of the Cnidaria evolution: 1) the arm differentiation and the tube subdivision into the handle and the thread, 2) the secondary reduction of the arm.



КОСВЕННЫЕ ДОКАЗАТЕЛЬСТВА СУЩЕСТВОВАНИЯ В ЖИЗНЕННОМ ЦИКЛЕ НИЗШИХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ БЕСПОЛОГО «СПОРОНОСЯЩЕГО» ПОКОЛЕНИЯ

С. Д. Гребельный

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

МЕСТО МЕЙОЗА В ЖИЗНЕННОМ ЦИКЛЕ *ACTINIA EQUINA*

Орром с соавторами изучено разнообразие изоферментов *Actinia equina* [190]. Благодаря тому, что актинии этого вида вынашивают молодь в гастральной полости, удалось исследовать несколько «гнезд» или «семей», включающих взрослое животное и нескольких его потомков.

Сравнение материнской особи с молодью а также молодых полипов между собой, показало совпадение у них набора ферментов. Вместе с тем в природной популяции *A. equina* обнаружен полиморфизм по изоферментам. На основании этих наблюдений исследователи делают вывод о генетической идентичности клеток матери и потомства в одной семье.

Отсутствие комбинативной изменчивости в потомстве показывает, что при его образовании не происходил мейоз. Случайное расхождение при мейозе гомологичных хромосом (отцовских и материнских) обеспечивает разнокачественность гамет, по тому совершенно равноценными генетически при наличии нормального мейоза могли бы быть только потомки совершенно гомозиготного организма, у которого в каждой паре хромосом хромосома, унаследованная от матери, идентична хромосоме, полученной от отца.

Несмотря на то, невозможно сомневаться в существовании у актиний нормального полового размножения. Описано дробление яиц, приводящее в типичном случае к образованию планктонных личинок планул. Во многих случаях отмечена раздельно-полость и гермафродитизм. Многие виды характеризуются большой изменчивостью в окраске и, надо полагать, обладают обычным, генетически пестрым составом популяции. У обсуждаемой нами *A. equina* имеются цветовые расы: красная, бурая, зеленая, причем между популяциями актиний разной окраски существует поток генов.

Все эти факты доказывают, что в жизненном цикле *A. equina* имеется обычное слияние гамет, образовавшихся путем нормального мейоза, но вместе с тем показано и размножение без рекомбинации, следовательно, и без мейоза. Орр и его соавторы, осведомленные о существовании экспериментального соматического мейоза у *A. equina* и разнообразных форм бесполого размножения, свойственных другим актиниям, высказывают предположение о том, что у этого вида осуществляется неописанное

пока морфологически внутреннее почкование. Их интерпретация вполне удовлетворит биохимиков, но, как мне кажется, встретит недоверие анатомов и систематиков.

Дело в том, что *A. equina* — излюбленный объект для экспериментальных работ и учебной гистологической практики. Она обильна и доступна для сбора по всему побережью Европы и ежегодно служит предметом внимания сотен исследователей и студентов. Анатомия других видов актиний, в том числе и многочисленных живородящих, также довольно полно описана, так как систематика их в большой степени строится на признаках внутреннего строения. Вот почему существование у актиний внутреннего почкования, т. е. отделения многоклеточных зачатков, кажется весьма мало вероятным. Такое явление, конечно, было бы давно обнаружено и описано. Единственный возможный, на мой взгляд, источник изученной Орром молодки, то яйца — одноклеточные зачатки, богатые желтком, но генетически идентичные клеткам материнского организма.

Итак, в жизненном цикле *A. equina* наблюдается обычное половое размножение при участии яиц и спермиев, создающее разнообразие потомства, и другой, внешне сходный с развитием яйца процесс, приводящий к строгому воспроизведению в потомстве наследственных признаков материнского организма. В первом случае, при обычном развитии гамет, по-видимому, происходит мейоз. Во втором — мейоза нет, «яйца» играют роль бесполой одноклеточной зачатков и могут быть названы, скорее, спорами.

ГАПЛОИДНАЯ И ДИПЛОИДНАЯ ФАЗЫ В ЖИЗНЕННОМ ЦИКЛЕ ЖИВОТНЫХ

В жизненном цикле животных правильное чередование гапло- и диплофазы описано в немногих случаях. Среди простейших оно было впервые показано в виде чередования гамонта и агамонта у фораминифер. Недавно подобное явление найдено у микроспоридий [83, 84]. У Metazoa единственным примером гаплоидного состояния долгое время оставались самцы перепончатокрылых (пчел и др.). Но здесь фемерные самцы не составляют фазу жизненного цикла, а (если так можно сказать) только половину ее, поскольку самки остаются диплоидными.

Представление о чередовании гаплоидного и диплоидного состояний в жизненном цикле известковых губок (*Calcarea*), к сожалению, не может быть признано надежно аргументированным. Цитофотометрическими измерениями показано, что у совместно встречающихся в литоральных ваннах асконоидных и сиконоидных губок (*Leucosolenia* и *Sycon*) содержание ДНК в ядрах соотносится как 1:2. Губки эти часто встречаются на одном камне. Однако с уверенностью утверждать на том основании, что они представляют собой фазы одного жизненного цикла, нельзя.

Строго доказано наличие в жизненном цикле низших беспозвоночных гаплоидной и диплоидной фаз только для *Polypodium hydriforme* [72]. Поскольку то — единственный и очень aberrantный представитель кишечнополостных (Hydrozoa, Cnidaria), паразитирующей в икре осетровых рыб, сомневаться в том, что Е. В. Райкова детально описала стадии одного жизненного цикла, не приходится. Е. рассмотрен мейоз и цитофотометрически подтверждено развитие из его продуктов многоклеточных гаплоидных зародышей. Слияние гамет и восстановление диплоидности пока не прослежено.

ПОЛОВОЙ ПРОЦЕСС И РАЗМНОЖЕНИЕ

Важное препятствие при рассмотрении жизненного цикла животных представляет господствующее в нашем сознании представление о половом размножении, как об основной, древней и, по-видимому, первичной форме размножения. Между тем, само привычное наименование того процесса — скорее результат инерции языка и мысли, чем плод глубокого анализа. Классический пример инфузории (сосуществование и превращение полового и соматического ядра) ясно указывает, что половой процесс по существу не связан с размножением. То же доказывают интенсивно изучаемые в последние годы агамные слияния простейших [77, 78] и парасексуальный процесс, встречающийся у грибов [20].

Связь полового процесса с размножением, вероятно, ограничивается лишь тем, что половой процесс непременно, а размножение преимущественно проходят через одноклеточную фазу. Причем, если для полового реорганизации генома одноклеточная стадия (точнее, наличие одного полового ядра) необходима по сути самого процесса, то для размножения она представляет собой лишь одно из решений, самое экономичное, осуществляемое минимальной частицей тела — клеткой, и обеспечивающее наибольшую плодовитость.

СЛИЯНИЕ ГАМЕТ И РЕДУКЦИОННОЕ ДЕЛЕНИЕ

Мейер [54], мнение которого можно подкрепить более поздними цитатами очень многих его единомышленников, считал происходящее во время мейоза редукционное деление «отдаленным последствием полового процесса». По схеме чередования ядерных фаз, составленной при анализе ботанической литературы М. Е. Лобашевым, в жизненном цикле грибов, водорослей, высших растений и высших животных возможны следующие соотношения.

а) При зиготической редукции соматические клетки родительских организмов, как и происходящие от них митозом гаметы, имеют гаплоидный набор хромосом; диплоидна только зигота, при первом делении которой восстанавливается гаплоидность (почти весь цикл гаплоиден).

б) При гаметиической редукции соматические клетки диплоидны, редукционное деление предшествует формированию гамет (почти весь цикл диплоиден).

в) При спорической редукции спорофит диплоиден, уменьшение числа хромосом происходит при образовании спор, которые дают начало гаплоидному гаметофиту; слияние гамет восстанавливает диплоидность. Цикл разделен на продолжительные дипло- и гаплофазы.

Совершенно ясно, что эта схема четко описывает положение в жизненном цикле полового процесса (возникновения и слияния гамет), но ничего не говорит о размножении.

Спорическая редукция делит весь цикл на два более или менее продолжительных периода, в течение которых организм существует в различных кариологических состояниях. Эти периоды или фазы жизненного цикла ботаники привычно именуют поколениями спорофита и гаметофита. Оба поколения способны размножаться, но эффективность размножения и генетические его последствия совершенно различны.

Зиготическая редукция исключает размножение в диплоидной фазе, так как редукционное деление не отдалено от слияния гамет, и первое же деление зиготы приводит к гаплоидизации. Гаметическая редукция, напротив, не допускает размножения в гаплофазе, поскольку дифференцированные гаметы (за редкими исключениями) не делятся. Следовательно, в обоих последних случаях не получается двух генетически разнокачественных поколений.

Только спорическая редукция, появляющаяся в результате разделения во времени слияния гамет и редукционного деления, создает гетерофазный жизненный цикл. Кариологические различия создают, в свою очередь, предпосылки для возникновения гетероморфности гаплоидного и диплоидного поколений. Однако даже когда эти предпосылки есть, не обязательно появляются яркие различия в строении. В этом легко убедиться на материале водорослей.

ЕСТЬ ЛИ СПОРОНОШЕНИЕ У ЖИВОТНЫХ?

Вернемся к обыкновенной европейской конской актинии, о которой мы знаем довольно много — почти все, что необходимо, чтобы охарактеризовать ее жизненный цикл.

1. *Actinia equina* имеет нормальный половой процесс, обеспечивающий рекомбинацию наследственных признаков. Следовательно, мейоз у нее не нарушен.

2. Наличие в популяциях гетерозиготных особей (доказано электрофрезом изоферментов в опытах Орра с соавторами и другими наблюдениями) свидетельствует о том, что, по крайней мере, часть особей диплоидна.

3. Бесполое размножение этих особей, проходящее через одноклеточную стадию (яйцо, богатое желтком, но генетически

идентичное соматической клетке материнской особи), не приводит к рекомбинации признаков. Следовательно, при образовании таких яиц-спор нет редукционного деления.

4. Из-за отсутствия при бесполом размножении редукционного деления актинии в течение всего жизненного цикла остаются диплоидными. Гаплоидны только гаметы.

Таким образом, в жизненном цикле *Actinia equina* мы имеем дело с гаметической редукцией, свойственной вообще большинству животных. Простейшим, наиболее привычным истолкованием размножения без рекомбинации был бы митотический партеногенез, хорошо изученный на материале насекомых. Подобные партеногенезу явления апомиксиса очень широко распространены среди цветковых растений и сводятся к нарушению мейоза или замене ядра яйцеклетки другим ядром зародышевого мешка или окружающих тканей. Здесь важно подчеркнуть, что партеногенез и апомиксис всегда обсуждается как вторичный, (облигатный или факультативный) отказ от полового размножения, лишь изредка прерываемый нормальным оплодотворением [15]. В случае с конской актинией отказа от полового размножения нет, но нет также необходимости в регулярном слиянии гамет, восстанавливающим диплоидность, поскольку размножение диплоидными яйцами, строго говоря, могло бы продолжаться неограниченно долго.

Итак, диплоидность размножающихся половым и бесполом путем актиний не позволяет отличить кариологически эти два поколения и безоговорочно назвать бесполой процесс спороношением или партеногенезом.

Проще дело обстоит с известковыми губками, у которых мы имеем основания предполагать наличие гаплоидного и диплоидного поколений. В этом случае речь идет уже о спорической редукции, разделяющей эти поколения, и о четком кариологическом критерии, позволяющем их отличить.

Впервые для многоклеточных животных существование гетерофазного чередования поколений было доказано Е. В. Райковой [72]. Цитофотометрическими измерениями относительной плоидности ядер было продемонстрировано, что в жизненном цикле паразитического гидроида *Polypodium hydriiforme* имеется гаплоидная многоклеточная стадия. Обнаружение мейоза, предшествующего появлению гаплоидных спор, не оставляет сомнения в том, что в данном случае происходит спорическая редукция, свойственная, например, мхам и папоротникам. И, хотя слияния гамет не наблюдалось, не приходится сомневаться, что диплоидизация здесь, как во всех известных нам жизненных циклах, происходит на одноклеточной стадии и, скорее всего, половым путем.

* Строго говоря, здесь нет принципиальной разницы, поскольку делящуюся гаплоидную спору папоротника тоже можно считать развивающейся, неоплодотворенной гаметой, но этого не делают по традиции.

THE INDIRECT EVIDENCES OF THE EXISTENCE
OF THE ASEXUAL SPORIFEROUS GENERATION
IN THE LIFE CYCLE OF SOME LOW INVERTEBRATES

S. D. Grebel'nyi

Zoological Institute Ac. Sci. USSR, Leningrad

Study of the literature data on the biology of *Actinia equina*, *Polypodium hydriforme* and some of *Calcarea* supposed, that appears to be asexual sporiferous generation in the life cycle of some low invertebrates.

О ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛАХ
ТАК НАЗЫВАЕМЫХ МЕТАГЕНЕТИЧЕСКИХ КНИДАРИЙ

З. С. Кауфман

Карельский филиал АН СССР, Петрозаводск

Во всех руководствах и учебниках по зоологии беспозвоночных считается бесспорным разделение жизненного цикла гидро-, сцифо- и кубозоев на два резко отличающихся друг от друга поколения — полипoidное и медузоидное. Не останавливаясь на особенностях их строения, что достаточно хорошо известно, укажем, что полипoidное поколение ведет преимущественно седентарный образ жизни, отличается огромной морфогенетической пластичностью и высокой способностью к вегетативному размножению. Медузоидное поколение представляет собой полную противоположность: оно преимущественно свободноживущее, ведет в основном планктонный образ жизни, как правило, лишено способности к регенерации и размножается половым путем. Оба поколения чередуются. Это чередование поколений, или метазенез, возникло, видимо, независимо у разных классов *Cnidaria* и обусловлено потребностью сидячих полипов в расселительной стадии [59, 61, 62].

Вопрос о происхождении и волюции метазенеза книдарий со времени его открытия [226, 207] служит предметом оживленных дискуссий. До сих пор нет единого мнения о том, какое из поколений — полипoidное или медузоидное — следует признать эволюционно первичным (см. с. 130 данного сборника). Наиболее существенным недостатком всех существующих на тот счет теорий следует считать расчленение единого жизненного цикла на два противопоставляемых поколения. Эта принципиальная ошибка повлекла за собой целый ряд не менее ошибочных взглядов. Так, считается, что эти поколения обнаруживают разные темпы и направленность волюции. Медузоидное поколение, ведущее свободный образ жизни и потому сталкивающееся с более разнообразными и сложными условиями, волюционировало в

более высоком темпе, дало большее разнообразие форм и достигло более высокой организации. Эволюция же полипоидной генерации, обитающей в однообразных условиях дна, ведущей прикрепленный образ жизни, происходила с меньшей интенсивностью потому, что строение полипов более примитивно и более однообразно. [60] Кроме того, считается, что поколение, обитающее в оптимальных условиях, способно подавлять другое, условия жизни которого не столь благоприятны. При полном подавлении одного из поколений возникает гомогенез или гипогенез. В качестве примеров подавления медузоидного поколения приводят *Hydrida* и *Stauromedusae*, а полипоидного — *Trachylida*. При этом остается совершенно непонятным, в чем заключается оптимальность условий, попав в которые одно поколение способно угнетать другое, каков механизм той конкуренции, ее биологический смысл.

Более того, для каждой из генерации были созданы совершенно разные системы, что нередко приводило к курлезам. В некоторых случаях полипоидных особей относили к одному виду или даже роду, а медузоидных особей того же жизненного цикла — к другому. Например, полипы родов *Campanulina*, *Cuspidella* (сем. *Campanulinidae*) производят медуз, которых относили к различным семействам (*Laodiceidae*, *Thaumantiidae*, *Aequoridae*, *Meliceridae*, *Eucoridae* и др.), что не только не имеет ничего общего с естественной системой и вносит в нее большую путаницу, но и делает невозможным понимание родственных отношений внутри отряда. Лишь сравнительно недавно была создана единая система, охватывающая как гидрополипов, так и гидромедуз [195, 61].

Разделение на поколения подразумевает и наличие у каждого из них своих собственных личинок (планул у полипоидного и ларв у медузоидного), несмотря на то, что оба поколения развились из одного яйца [132]. Даже само значение термина «поколение» свидетельствует в пользу искусственности такого разделения. Как известно, любое поколение (генерация) начинается с оплодотворенного яйца и заканчивается смертью организма. Из одного яйца может развиваться лишь одно поколение — такова логика, т. е. поколение в определенной степени соизмеримо с жизненным циклом. Кроме того, медузоидная форма генетически абсолютно соответствует полипоидной, а их отличия имеют лишь возрастной характер. Одного этого уже достаточно, чтобы не рассматривать медузу и полипа как различные поколения.

Подобно всем остальным Metazoa, жизненный цикл книдарий должен состоять из трех основных и последовательных периодов развития — эмбрионального, постэмбрионального и дефинитивного. Первый период охватывает время развития от оплодотворения до образования первой свободноживущей стадии; второй включает весь период личиночных превращений (планула, полип или сцифистома, стробила и фира); заключительный характеризуется образованием половозрелой стадии — медузы.

Рассматривая формирование жизненного цикла книдарий в историческом аспекте, укажем, что первые кишечнополостные обнаружены в протерозое [250] или даже в раннем архее [12, 13, 85].

Первая стадия постэмбрионального развития — планула — с точки зрения биогенетического закона, видимо, наиболее полно рекапитулирует предковую форму. В ней, по сравнению с другими стадиями, сохранилось больше палингенетических признаков. Ее организация предельно проста и стоит весьма близко к таковой предполагаемых исходных форм Metazoa. Тем не менее, она им не идентична, так как в ней прослеживаются такие черты специализации, как билатеральность, передне-задняя ось, направленность движений, дифференциация клеток и др. Однако планулу неправомерно рассматривать как специализированную расселительную стадию. В пользу этого свидетельствует факт непродолжительного пребывания ее в планктоне (2—3 дня). За это время планула может проплыть 70—100 м [29]. Функция расселения «возложена» на медуз, способных мигрировать на десятки километров.

Все другие стадии развития искажены различными ценогеназами в значительно большей степени, что мешает найти в них рекапитуляционные признаки. По-видимому, геккелевское понимание биогенетического закона послужило для некоторых исследователей толчком к признанию эволюционной первичности полипа. В стадиях постэмбрионального периода развития они усматривали рекапитуляцию организации взрослых предковых форм.

Вторая стадия постэмбрионального развития (полип, сцифистома) проходила у предковых форм тоже в толще воды. Об этом свидетельствует сохранение у сцифистом ресничного покрова. Если сцифистому отделить от субстрата, то она способна плавать при помощи ресничек. Исчезновение у современных медуз ресничного способа движения имеет вторичный характер.

По-видимому, все ларвальные формы первичных медуз питались фитопланктоном и были фильтраторами. Зоопланктона в то время еще вообще не существовало. В связи с этим ларвальные формы протомедуз не имели ни ловчих щупалец, ни стрекательных капсул и внешне не были похожи на современных сцифистом. Щупальцы и книдоцисты возникли значительно позже, когда животные перешли от фитофагии к хищничеству. Понятно, что название «Cnidaria» для животных того времени еще не было оправдано. Тканевая структура ларвальных форм была предельно проста. Поскольку эпи- и гастродерма произошли исторически недавно от общей для них бластодермы и находились в сходных условиях (оба слоя омывались водой и внутренняя среда организма немногим отличалась от внешней), то морфогенетические потенции их были почти одинаковы. Последним можно объяснить наличие в их эпи- и гастродерме нервных и интеллектуально-мускульных клеток, что как рекапитуляционный признак сохранилось и

у сцифистом. Отсутствие глубокой дифференциации между эпи- и гастродермой обусловило легкость метаплазии — превращение клеток одного пласта в другой. В экспериментальных условиях из кусочка эпидермы сцифистомы *Aurelia aurita* удается получить целый организм [227]. Переход в медузондную стадию происходил у предковых форм путем прямого метаморфоза личиночной формы, как это имеет место у современных примитивных групп Trachylida и Cubozoa.

Первичные книдарии были, по-видимому, небольших размеров (иначе они не смогли бы передвигаться с помощью ресничек) и имели невысокую плодовитость.

Можно согласиться с Вернером [250], который считает, что в основе типа Cnidaria должны находиться Scyphozoa. Именно у сцифозоев в большей степени сохранились первично примитивные признаки. Остальные классы — результат более поздней эволюции.

Архейские и протерозойские моря были ультраолиготрофными, с крайне низкой первичной продукцией. Фитопланктон был представлен небольшой численностью малокалорийных синезеленых водорослей. Поскольку у предковых книдарий и губок врагов практически не было, их плотность могла быть достаточно высокой. Так, 75% остатков докембрийской фауны Эдиакары (Австралия) приходится на медуз [250]. Все это способствовало весьма сильной пищевой конкуренции. Ресничное движение требовало высоких энергетических затрат, которые далеко не всегда могли компенсироваться. Эта ситуация могла оказаться важным стимулом к переходу пелагических протосцифистом к седентарному образу жизни, обусловившему заметное снижение суммарного расхода энергии. Личинки, выпавшие из планктона, должны были ослабить степень их пищевой конкуренции с медузами. Экспериментально показано, что планула, лишенная энергетических запасов, тотчас оседает, превращаясь в сцифистому, но при условии постоянного их восполнения планктонная жизнь планулы может продлиться почти на порядок [29].

Переход личинок к седентарному образу жизни вызвал целый ряд важных ценогенезов, во многом повлиявших на весь жизненный цикл книдарий. Можно предположить, что именно в это время произошла дифференциация предковой формы на отдельные классы. Седентарные личинки пошли по пути выработки приспособлений, обеспечивающих большую улавливаемость пищевого планктона. Образовавшиеся при этом тонкие, длинные и даже ветвящиеся тела полипов нуждались в поддерживающем скелете — так могла образоваться содержащая хитин перидерма [102], обусловившая редукцию ресничного покрова. Поскольку при образовании гидромедуз эпидерма полипа непосредственно переходит в эксумбреллу, то и последняя оказывается лишенной ресничек, что привело к возникновению у гидромедуз реактивного способа передвижения.

У большинства сцифозоев сцифистома не нуждается в поддерживающем скелете, и реснички на их покровах сохранились, не став, однако, доминирующим приспособлением для движения. Эволюция сцифозоев шла в направлении выработки высокой плодовитости, что сопряжено со значительным увеличением размеров тела. Эффективность ресничного движения зависит от соотношения между объемом тела и площадью, покрытой ресничками [88, 10, 89]. Расчеты показали, что при помощи ресничек способны передвигаться лишь организмы длиной не более 1 мм (у турбеллярий — до 1 см). Крупные сцифондные медузы (диаметр колокола *Cyanea capillata* может превышать 2 м) были вынуждены перейти на мышечный способ передвижения, что обусловило необходимость координации отдельных сокращений, поддержание их ритмики. Так появились у медуз органы равновесия в виде ропалиев.

Отсутствие аборального органа у медуз объясняется тем, что нервные клетки планулы, сосредоточенные на ее аборальном полюсе и обслуживающие аборальный орган, после оседания личинки этим полюсом резорбируются. Интересно, что у некоторых медуз (*Solmundella*), не имеющих седентарной личинки, аборальный орган имеется [3].

Способность к вегетативному размножению полипов дает неоспоримое преимущество жизненному циклу книдарий. Так, побеги и почки, оставаясь связанными с материнским организмом, получают от него гарантированное питание, что способствует ускоренному росту и развитию. Сочетание вегетативного размножения на пост-эмбриональной стадии и полового на дефинитивной повышает надежность всей системы воспроизводства и плодовитость до огромных размеров.

В эксперименте стадия стробилы у сцифозоев осуществляется после перенесения сцифистомой снижения температуры до 8—9° С. Это может свидетельствовать о том, что в эволюции жизненного цикла сцифомедуз стадия стробилы образовалась после резкого похолодания климата, возможно, при одном из имевших место оледенений.

У Cubozoa и некоторых Semaestomeae стадия стробилы отсутствует и сцифистома целиком превращается в медузу. Этот факт лишний раз указывает на личиночную природу сцифистомы.

Если жизненный цикл книдарий завершается образованием дефинитивной медузы, то все случаи ее отсутствия логично рассматривать как неотении. Действительно, неотения среди книдарий распространена очень широко. Так, среди гидрозоев неотеническими формами можно считать *Pelagohydra*, *Protohydra*, *Chondrophora*, *Candelabrum* [251, 239, 79]. Неотеническими рассматриваются весь отряд Actinulida и подкласс сифонофор, отряд ставромедуз, многие Coronatae и т. д.

У некоторых книдарий наблюдается и эмбрионизация. Так, у Tubulariidae, Margelopsidae, а также у Hydrida стадия планулы проходит как эмбриональная. В последнем случае происходит прямое развитие и потеря медузондной стадии.

Таким образом, понимание жизненного цикла книдарий как состоящего из последовательных стадий развития устраняет такое сомнительное положение как угнетение одного поколения другим, избавляет от необходимости доказывать эволюционную первичность той или иной формы, делает очевидным несостоятельность даже постановки подобных вопросов, ибо неправомерно говорить о независимой роли разных звеньев одного жизненного цикла. Жизненные циклы эволюционируют как единое целое.

ON THE LIFE CYCLE OF SO-CALLED METAGENETIC CNIDARIA

Z. S. Kaufman

USSR Academy of Science., Karelian Branch. Petrozavodsk

It is incorrect to subdivide the life cycle of Hydrozoa, Scyphozoa and Cubozoa into two alternating and mutually opposed generations — polypoid and medusoid. The groundlessness of such subdivision is discussed. The author argues that the life cycle of these groups is more integral and consists of consecutive developmental periods: embryonic, postembrionic and definitive observed in all other Metazoa.

ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ЛОКАЛЬНЫХ И ОБЩЕКОЛОНИАЛЬНЫХ ПРОЦЕССОВ ВО ВРЕМЯ РОСТА КОЛОНИИ ГИДРОИДА OBELIA LOVENI (ALLM.)

И. А. Косевич

Московский государственный университет

Прирост колонии определяется тремя основными процессами. Это — рост имеющихся верхушек (ВР) побегов и столонов, ветвление или появление новых ВР и рассасывание побегов, гидроризы и гидрантов (Г). Все три процесса имеют явные пространственные границы, поэтому могут считаться локальными.

Локальные процессы связаны с балансом клеток в колонии. Скорость роста ВР лимитируется поступлением клеток на построение новых частей. Появление новых ВР возможно в случае избытка клеток, который не успевает расходоваться имеющимися ВР. рассасывание начинается в случае нехватки клеток на поддержание и возобновление функционирующих частей колонии.

Баланс клеток в колонии зависит от соотношения их пролиферации и потребления на рост и функционирование колонии. Скорость пролиферации определяется количеством поступающей в колонию пищи и температурой. Температура влияет на скорость роста ВР [260]. Следовательно, рост колонии зависит от ее питания и температуры.

Влияние температуры и питания на рост колонии в целом неоднозначно. В сходных условиях и при одновременном развитии рост молодых колоний сильно различается, т. е. рост колонии в целом не стереотипен. Развитие колоний различается: 1) по продолжительности трех основных этапов роста — линейного, параболического и экспоненциального [51]; 2) по разветвленности побегов и гидроризы [50]; 3) по скорости роста ВР; 4) по времени достижения одинаковых размеров. Это свидетельствует о том, что рост колонии определяется не просто локальными процессами, а их взаимодействием, определяющим в совокупности баланс клеток, эффективность получения и реализации пищи на ее рост.

ВЕРХУШКИ РОСТА СТОЛОНОВ

Скорость роста ВР столонов варьирует в зависимости от рациона колонии, но имеет предел [11]. По мере роста столона через определенные промежутки происходит образование новых побегов. Закладка очередного побега приводит к увеличению числа ВР в колонии и одновременно способствует ускорению прироста числа Г

Распределительный аппарат колонии обеспечивает транспорт пищи в первую очередь к ВР столонов и самым молодым побегам [48]. При недостатке пищи в колонии по мере роста столона и обязательного появления ВР новых побегов происходит остановка роста самых старых побегов и ускорение рассасывания расположенных на них Г без образования вторичных. Следовательно, в любых условиях рост ВР столона влияет не только на прирост гидроризы, но и на изменение числа ВР, нуждающихся в пище, и на возрастание числа Г, способных получать пищу.

ВЕРХУШКИ РОСТА ПОБЕГОВ

В опытах по дозированному кормлению, когда колонии получали ежесуточно постоянное количество пищи, было показано, что средний прирост побега за 2 суток зависел от положения побега на столоне [49]. Проведенное в наших опытах измерение средних приростов побегов за сутки (время, сопоставимое со временем развития междоузлия) показало слабую зависимость роста ВР побега от положения побега в колонии и от ее питания (таблица).

Это позволяет сделать вывод о регуляции скорости роста побега посредством паузы между формированием двух последова-

тельных междоузлий. Продолжительность паузы определяется наличием клеток, необходимых для инициации ВР. Зависимость скорости роста побега от положения в колонии отражает удлинение паузы по мере отдаления от ВР столона как результата существования иерархии в снабжении побегов пищей.

Сравнение параметров роста колоний *Obelia loveni* (Allm.) при дозированном кормлении в лаборатории

Рацион колоний		Средний прирост ВР побега за сутки, мм								
число обесчистанных колоний	число науплиусов <i>Artemia salina</i> в сутки	Средний прирост ВР столона за сутки, мм		№ 1	№ 2	№ 3	№ 4	№ 5	№ 6	№ 7
3	10	2.96	(0.13)	0.69 +	0.63 +	0.68 +	0.61 +	0.53 +	0.50 +	0.47 +
3	5	1.64	(0.08)	0.64 +	0.60 +	0.57 +	0.55 —	0.47 —	0.43 —	0.48 —
4	1	0.53	(0.07)	0.53 +	0.51 —	0.49 —				
6	5д	3.17	(0.13)	+	+	+	+	+	+	—

Условные обозначения д — науплиусы давались только дистальным побегам; в скобках — $\pm$ ошибка; № — номер побега по порядку от ВР столона; «+» — вероятность роста побега в данном положении $>50\%$; «—» — вероятность роста побега в данном положении $<50\%$. Средний прирост ВР побега вычислен с учетом лишь случаев роста.

Рост побегов происходит за счет потребления клеток из общего баланса колонии и вместе с тем неизбежно увеличивает численность Г в колонии. Тем самым скорость роста побегов влияет как на потребление пищи, так и на возможность ее получения.

ВЕТВЛЕНИЕ ПОБЕГОВ И СТОЛОНОВ

Ветвление может происходить при наличии в колонии избытка клеток, когда скорость пополнения запасов клеток превосходит скорость их потребления ВР

ВР нуждаются для своего функционирования в снабжении пищей и клетками, поэтому появление дополнительных ВР в колонии может привести к ухудшению снабжения имеющихся. Такую ситуацию мы наблюдали в опытах по дозированному кормлению — появление очередной ВР побега приводило к остановке роста одного из старых побегов. В результате получение и усвоение пищи на рост в таких колониях поддерживалось в равновесии.

Ветвление в наибольшей степени обеспечивает ускорение роста колонии [51], поэтому ветвление оказывается одним из самых действенных механизмов, регулирующих баланс клеток в колонии и увеличение вероятности получения колонией большего количества пищи.

РАССАСЫВАНИЕ ПОБЕГОВ И ГИДРОРИЗЫ

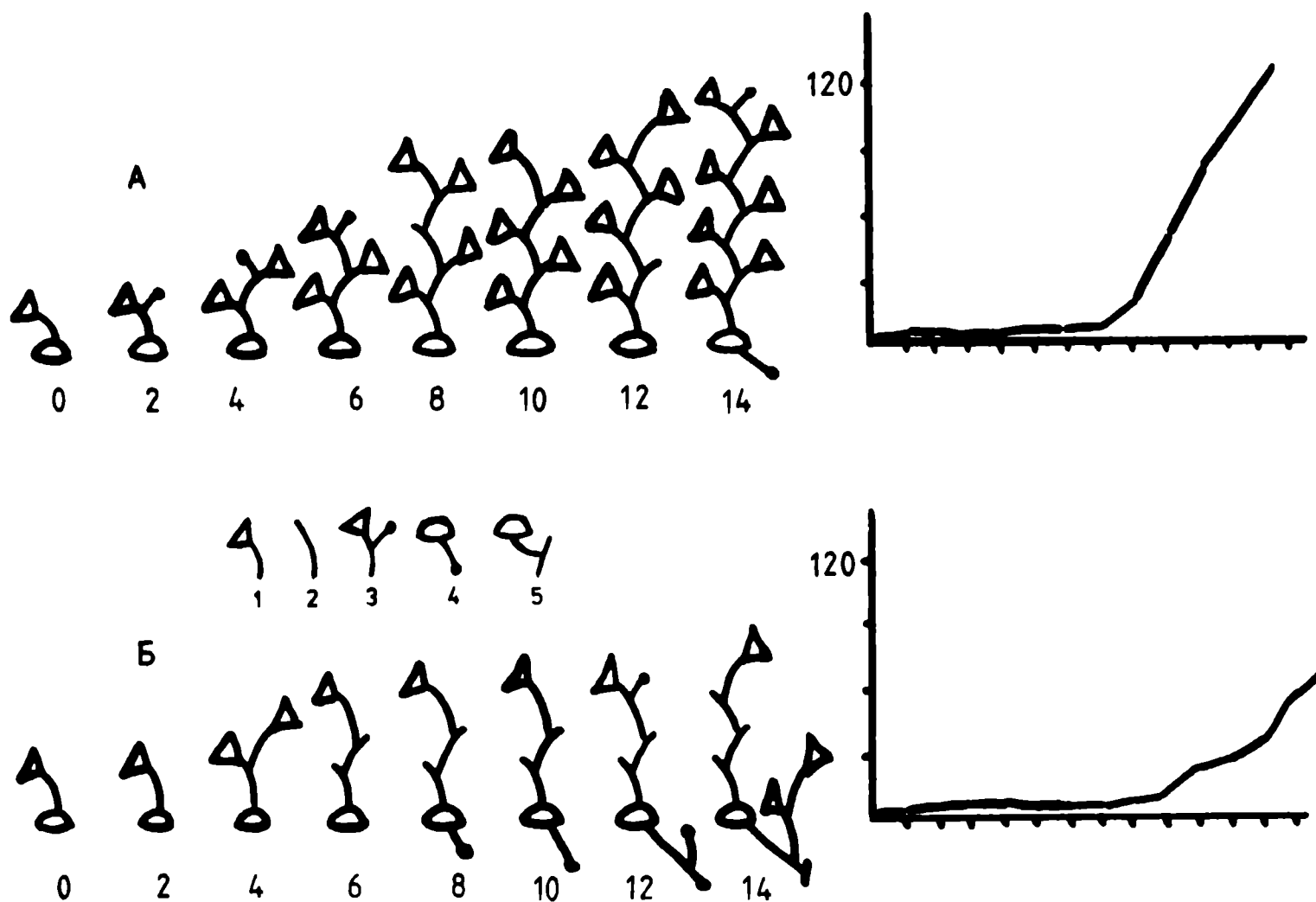
Рассасывание в наибольшем объеме происходит при недостатке или отсутствии пищи, т. е. когда в колонии недостаточно клеток для роста имеющихся ВР. Поступление клеток рассосавшихся частей в колонию [187, 237] частично восполняет эту нехватку.

Связь процессов роста и рассасывания в развитии колонии можно продемонстрировать на примере двух вариантов дозированного кормления. В первом случае определенное количество пищи получали самые молодые побеги [31], в другом то же количество пищи получали старые побеги. В первом случае колонии росли как при вдвое большем рационе (см. табл.) Это было возможно за счет рассасывания старой части колонии.

Рассасывание уменьшает затраты на поддержание жизнедеятельности значительных участков ценосарка и возобновление рассосавшихся Г и одновременно увеличивает приток клеток в колонию.

РАССАСЫВАНИЕ ГИДРАНТОВ

В первую очередь этот процесс определяется возрастом гидрантов, однако наблюдаются случаи синхронного рассасывания гидрантов разных возрастов.



Схемы начальных этапов развития колоний и графики увеличения общей длины ценосарка колоний № 19—80 (А) и № 20—80 (Б)

Цифры под схемой обозначают сутки развития. На графиках по оси ординат — длина сарка в мм (одно деление — 30 мм); по оси абсцисс — сутки (одно деление — 2 суток)
 1 — междоузлие побега с гидрантом, 2 — междоузлие побега с рассосавшимся гидрантом, 3 — верхушка роста междоузлия, 4 — верхушка роста столона, 5 — нерастущий стolon

Для колонии рассасывание Г имеет двойное значение. С одной стороны, увеличивается баланс клеток в колонии, с другой — уменьшается возможность получения пищи. Значение рассасывания Г определяется размерами самой колонии и условиями ее питания: рассасывание Г при отсутствии пищи в окружающей среде никак не влияет на питание колонии.

Как мы видим, локальные процессы тесно связаны друг с другом и с ростом колонии в целом. Изменение одного из локальных процессов неизбежно сказывается на других, что особенно проявляется на начальных этапах развития колонии. Приведем два примера. В лаборатории при периодически-избыточном кормлении [49] происходило одновременное развитие из планул колоний № 19—80 и № 20—80. В колонии № 19—80 ВР столона появилась, когда первичный побег состоял из 7 междоузлий с гидрантами. Это определило возможность быстрого роста столона, образования новых побегов и их ветвления, что выразилось в быстром увеличении прироста общего тела колонии (рисунк). В колонии № 20—80 ВР столона появилась, когда первичный побег состоял из трех междоузлий и лишь одного Г. Один Г был не в состоянии обеспечить пищей две ВР, что привело к временной остановке роста побега и медленному росту столона. Появление второго побега, когда в колонии был лишь один Г, привело к остановке роста первичного побега и столона (см. рис.). В результате увеличение скорости роста столона, возрастание числа растущих побегов и их ветвление происходило значительно медленнее, чем в колонии № 19—80.

Приведенные примеры достаточно убедительно свидетельствуют в пользу взаимодействия локальных и общеколониальных процессов в росте колонии *Obelia loveni*. Локальные процессы роста и рассасывания влияют на общеколониальный баланс пищи и клеток, от которого в свою очередь зависит ход других местных процессов. Иными словами, локальные процессы связаны между собой не непосредственно, а через общеколониальный интегральный прирост.

INTERACTION OF LOCAL AND COLONIAL PROCESSES IN COLONY GROWTH OF OBELIA LOVENI (ALLM.)

I. A. Kosevich

Moscow State University

There are three local processes which determine the colony growth. They are: the growth of stolons and uprights tips, branching of stolons and uprights, and absorption of stolons, uprights and hydrants. All of them depend upon the colony cells balance and nutrition. The stolon growth influences cell balance and appearance of uprights. The upright's growth influences on probability of colony nutrition by increasing of hydrants' number. The branching is the major factor that

regulates the cells balance and colony nutrition. Absorption of stolons and uprights increases the quantity of free cells in the colony. Hydranth absorption decreases the probability of colony nutrition. Thus, all the local processes interact in the summary colony increase.

БИОЛЮМИНЕСЦЕНЦИЯ КНИДАРИЙ И ГРЕБНЕВИКОВ

В. Н. Летунов, Е. С. Высоцкий

Зоологический институт АН СССР, Ленинград
Институт биофизики СО АН СССР, Красноярск

Способность испускать свет под влиянием стимулов, идущих из внешней среды, свойственна многим морским животным: ракообразным, моллюскам, полихетам, иглокожим и т. д., однако наиболее широко этот феномен известен среди книдарий и гребневи-ков. Принято считать, что люминесцировать могут все гребневи-ки, а из книдарий свет способны испускать многие виды текафор-ных гидроидов (полипов и медуз), некоторые сифонофоры, мор-ские перья и немногие виды сцифоидных медуз. Из гидроидных по данным Морица и Рейнольда [186, 182] свет способны излучать представители только двух семейств отряда Thesaurhoa — Cam-panulariidae и Campanulinidae, причем среди представителей вто-рого семейства люминесцирует, как полагают, только 1 вид — *Lovenella gracilis*, в то время как у кампануляриид светящиеся представители встречаются достаточно широко, например, среди родов *Obelia*, *Campanularia*, *Clytia* и др.

Для книдарий известны два типа люминесцентных реакций: 1) энзимная или люциферин-люциферазная и 2) неферментная или фотопротеиновая.

Первая свойственна светящимся антозоам, например, морско-му перу *Renilla reniformis* [120]. Здесь субстратная молекула, энергия которой освобождается при ферментном окислении и вы-деляется в виде квантов света, находится внутри клеток перво-начально в неактивной сульфатированной форме (люциферил сульфат). С помощью Ca^{++} (чувствительного фермента люцифе-рин сульфокиназы) и кофактора 3'-фосфоаденозин-5'-фосфата (акцептора сульфатных групп) люциферил сульфат переводится в активированный люциферин (первый — темновой — этап ре-акции). На втором этапе люциферин под действием фермента — люциферазы — окисляется молекулярным кислородом и выделя-ет при этом кванты света.

Второй (фотопротеиновый) тип люминесцентной реакции свойствен гидроидам и гребневикам. Здесь хромофорная моле-кула, называемая целентеразином, нековалентно связана с

Ca^{++} -чувствительным белком, так называемым фотопротеином. Предварительное окисление целентеразина идет, по-видимому, на темновом этапе реакции, в то время как свет испускается при взаимодействии фотобелка с ионами Ca . Фотопротеины очень чувствительны к Ca^{++} и способны взаимодействовать с этими катионами при концентрации 10^{-9} М. Последнее делает фотопротеины весьма удобными индикаторами ионов Ca . Более подробно молекулярные основы люминесцентных реакций книдарий и гребневигов освещены в других работах [185, 183, 123]. Относительно молекулярных основ свечения сцифоидных данные отсутствуют.

У книдарий и гребневигов светоиспускающие молекулы в момент свечения локализованы чаще всего внутри клеток, которые называются фотоцитами. Ультраструктурное строение фотоцитов изучено слабо. Если светящиеся молекулы при люминесценции выбрасываются из клеток, то такие клетки называются фотосекреторными. Фотоциты чаще всего локализованы в гастродерме, а фотосекреторные клетки могут располагаться во внешнем эпителии.

Показано [131, 200], что у гребневигов *Mnemiopsis leidy* фотоциты расположены в гастродермальном эпителии меридиональных каналов. Из гидроидов у большей части лептомедуз фотоциты локализованы по краю колокола, в гастродерме кольцевого канала, концентрируясь у оснований щупалец [149]. По характеру распределения фотоцитов в пределах колоний светящихся гидроидов можно разделить на две группы. Первая — это виды, у которых светоиспускающие клетки разбросаны по телу побегов более или менее равномерно. Представителем этой группы служит *Obelia geniculata*, фотоциты которой имеют по несколько отростков, идущих на одном полюсе клетки в сторону мезоглеи, а на другом — к гастральной полости [186]. Вторая группа образована видами, у которых фотоциты собраны в кластеры, каждый из которых расположен в дистальной части гидрантной ножки под диафрагмой. По нашим данным у *Obelia longissima* в таком скоплении концентрируется не более 100 светоиспускающих клеток. Они имеют округлую форму и прочно связаны друг с другом. У сифонофоры *Diphyes* sp. фотоциты расположены в гастродерме, однако у другой люминесцирующей сифонофоры *Hipporodius hipporodius* светоиспускающие клетки локализованы в эпидерме эксумбреллы нектофоров [184].

У сцифоидных медуз свет излучают фотосекреторные клетки. так, у *Atolla* sp. свет исходит от видоизмененных железистых клеток столбчатого эпителия, лежащих на дне радиальных каналов [189], а у *Pelagia noctiluca* светится слизь внешней поверхности зонтика, куда светоизлучающие молекулы выделяются из фотосекреторных клеток эпидермы [149].

У представителей рода *Renilla* светоиспускающие клетки расположены в верхней части антокодиев в районе ротового отверстия и септ [149, 185].

У гидроидов *Obelia longissima* и *O. geniculata* люминесценция в ответ на механическую или электрическую стимуляцию колоний проявляется как координированный ответ в виде волн свечения, идущих в проксимо-дистальном направлении от места приложения стимула по стволу и боковым побегам. Причем, у *O. longissima* световая волна проходит побеги длиной 15—20 см в течение секунды. У *O. geniculata* индукция световых вспышек осуществляется так называемыми люминесцентными потенциалами (ЛП), длительностью 120 мсек и амплитудой 0.1—0.7 мВ [184]. ЛП распространяются по колонии *O. geniculata* со скоростью 22 см/с, что коррелирует со скоростью прохождения световых волн.

Мы провели специальные эксперименты по исследованию координированных световых ответов колоний *O. longissima*. В опыт брали отдельные ветви этого гидроида длиной 15—20 см. Люминесцентные вспышки кластеров фотоцитов индуцировали импульсами электрического тока (амплитуда — 20 В, длительность — 10 мс, межэлектродное сопротивление — 5 000 Ом), причем катод располагали у основания ветви, а анод — у ее вершины.

Координированный световой ответ индуцируется уже первым электрическим импульсом и складывается из 5—9 волн световых вспышек, следующих с частотой 2 Гц в проксимо-дистальном направлении. При второй стимуляции аналогичный ответ индуцируется вторым электрическим стимулом и имеет только 4 световые волны, в то время как третья и четвертая стимуляции вызывают только две следующие друг за другом с частотой 2 Гц световые волны. Наконец, при пятой стимуляции координированный световой ответ исчезает, и все кластеры фотоцитов вспыхивают одновременно с поступлением электрического раздражения. После шестой стимуляции вызванный люминесцентный ответ полностью исчезает. Для восстановления люминесценции ветвей *O. longissima* требуется не менее 60 мин: вначале восстанавливается способность зооидов отвечать одновременной световой вспышкой на каждый электрический стимул, и только позже появляются координированные световые ответы. Последнее свидетельствует о функциональном разнесении осцилляторного и исполнительного механизмов свечения в ветвях колоний *O. longissima*, причем осциллятор расположен, скорее всего, в проксимальной части ветви. Также вероятно, что этим генератором электрических сигналов может быть любой участок эпителия ценосарка, которого первым достигнет электрический стимул. Отметим, что у зооидов *O. longissima* люминесценция не связана с реакциями пищевого и защитного поведения.

Сходный феномен, связанный с затуханием люминесцентных ответов при предъявлении электрического раздражения у колоний *O. longissima*, наблюдается при их анестезии добавлением в морскую воду хлорида магния. В этом случае также вначале исчезает координированный световой ответ и все кластеры фотоцитов вспы-

хивают одновременно, и только затем при дальнейшем повышении концентрации Mg люминесценция исчезает вовсе.

Наши данные показывают, что координация светового ответа ветвей и побегов колоний *O. longissima* осуществляется, скорее всего, системой эпителиального проведения, поскольку при насыщении морской воды углекислым газом распространение световых волн по ветвям и побегам прекращается и люминесценция наблюдается только в месте непосредственной стимуляции *

У гребневиков, по данным Ю. А. Лабаса [32], свечение скоординировано с двигательной-защитной реакцией, поскольку здесь при поступлении механического стимула наблюдается генерализованная остановка биения ресничек гребных пластин, резкое сокращение тела и световая вспышка. Вскоре происходит переориентация животного ротовым полюсом вниз и его активное погружение. При длительной повторной стимуляции все три формы ответа постепенно угасают.

К настоящему времени фотопротеины выделены из 6 видов книдарий и гребневиков: экворин и халистаурин — из гидромедуз *Aequorea aequorea* и *Halistaura cellularia*, обелин — из гидроидных полипов *Obelia geniculata* и *O. longissima* и, наконец, мнe-опсин и бeроин — из гребневиков *Mnemiopsis leidy* и *Beroe ovata*. Однако практическое применение в качестве индикаторов Ca^{++} нашли только 2 фотопротеина: экворин и обелин [110]. Это определено, во-первых, доступным количеством исходного сырья и во-вторых, тем, что фотопротеины, выделяемые из гребневиков, инактивируются дневным светом.

В последние годы силами сотрудников Института биофизики СО АН СССР и Зоологического института АН СССР налажено регулярное получение обелина из колоний *Obelia longissima* (Pallas).

THE BIOLUMINESCENCE OF CNIDARIA AND CTENOPHORA

V. N. Letunov, E. S. Vysotskii

Zoological Institute Ac. Sci., Leningrad

Institute of Biophysics Ac. Sci. Krasnoijarsk

The luminescent species of Cnidaria and Ctenophora are reviewed. The localization of luminescent cells — photocytes is considered. The existence of two types of photocytes distribution on the body of colony is noted. The luminescent reactions of branch of *Obelia longissima* colony provoked by electric current stimulation are described.

It is supposed, that the mechanism of coordination of luminescence and mechanism of synchronous producing of light by clusters of photocytes in branch of this hydroid colonies is separated.

* Известно, что повышение концентрации CO_2 блокирует передачу электрического сигнала с клетки на клетку через щелевые контакты.

ПИТАНИЕ КОЛОНИАЛЬНЫХ ГИДРОПОЛИПОВ: ПОГЛОЩЕНИЕ ПЕРОКСИДАЗЫ ХРЕНА КЛЕТКАМИ ГАСТРОДЕРМЫ *OBELIA LOVENI* (CAMPRANULARIIDAE, HYDROZOA)

Е. П. Макаренкова

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

Из трех известных в настоящее время типов пищеварительных процессов: полостного, внутриклеточного и мембранного, наиболее существенную роль у колониальных гидроидов играет внутриклеточное [166, 157, 163]. Поглощение пищевых веществ в этом случае происходит путем эндоцитоза. При эндоцитозе клеткой захватываются частицы (фагоцитоз) или растворы (пиноцитоз), которые не могут проникнуть через плазмалемму путем диффузии или активного транспорта [188, 256]. У гидрополипов отмечается наличие как фаго-, так и пиноцитоза [164, 106, 204, 220]. В частности, у гидры описано поглощение ферритина пищеварительными клетками гастрального отдела [164, 220]. По колониальным гидроидам такие данные практически отсутствуют.

Целью данной работы было изучение поглощения и транспорта белков клетками гастродермы колониальных гидроидов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работа проводилась на колониальном гидроиде *Obelia loveni*, обитающем на литорали северных морей. Материал собирали в районе мыса Картеш Чупинской губы Кандалакшского залива Белого моря.

Для изучения поглощения белка клетками гастродермального эпителия в качестве маркера использовали пероксидазу хрена (ПХ) (Calbiochem). 0.005—10% растворы ПХ в нескольких сериях опытов вводили с помощью микропипетки в гастральную полость зооида или непосредственно в гастроваскулярную систему колонии. После этого отдельные зооиды и небольшие участки колонии фиксировали через промежутки времени, равные 10—30 с, 2—5 мин, 15 мин, 30 мин, 60 мин после введения ПХ. Фиксацию производили в течение 1 часа в смеси 1.25% глутаральдегида и 1% параформальдегида на 0.1 М какодилатном буфере pH 7.3 (при температуре +4° С). Выявление ПХ проводилось по методу Грэхема и Карновского [138] и Адамса [92].

Для изучения проницаемости межклеточных контактов в гастродермальном эпителии осуществлялось контрастирование объектов гидроокисью лантана по методу Ревеля и Карновского [199] с дополнительным введением гидроокиси лантана в гастральную полость зооида. Весь материал заливали в эпон-812.

Ультратонкие срезы изготавливались на ультратоме ЛКВ-3. Контрастировали срезы водным раствором уранилацетата или водным раствором цитрата свинца. Срезы просматривали на микроскопе JEM-100 CX.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Гастродермальный эпителий колониального гидроида *O. loveni* состоит из нескольких типов клеток: пищеварительных, слизистых и железистых белоксинтезирующих. В разных отделах колонии может преобладать тот или иной тип клеток: в гастральном отделе гидранта больше железистых, а в гидрантных почках и в ценосарке — пищеварительных клеток.

Поглощение *ПХ* было обнаружено в пищеварительных и железистых белоксинтезирующих клетках.

Поглощение *ПХ* пищеварительными клетками

Пищеварительные клетки обелии имеют цилиндрическую форму. На их апикальной поверхности располагаются микроворсинки неправильной формы и несколько жгутиков, а в базальной части проходят пучки микрофиламентов. Ядро (обычно с одним ядрышком) находится в центре клетки. Характерная особенность пищеварительных клеток — большое количество вакуолей неправильной формы и везикул со сложным внутренним строением, имеющих дисковидную форму. Дисковидные везикулы на поперечных срезах выглядят как палочки длиной от 200 до 800 нм и шириной около 80 нм (Рис. 1, А, *вклейка*). В литературе известны морфологически сходные структуры, найденные в перикардальных клетках насекомых, у некоторых инфузорий, в клетках Лангерганса млекопитающих и в пищеварительных клетках гидры [134, 179, 220, 164]. Слаутербек [220] назвал их окаймленными дисковидными везикулами (coated discoidal vesicles), хотя их строение мало похоже на строение типичных окаймленных пузырьков, найденных в клетках других животных [188]

ПХ, введенная в гастральную систему гидроидов в высокой концентрации (10—20%), через 10—30 с обнаруживается в виде непрерывного слоя на поверхностной мембране клеток (рис. 1, Б, *вклейка*), а также в отдельных дисковидных везикулах (*ДВ*). Через 2—5 мин после введения *ПХ* находилась в большинстве *ДВ* (рис. 1, В). *ДВ* формируются путем инвагинации плазматической мембраны апикальной части пищеварительных клеток у основания микроворсинок (см. рис. 1, В). Через 15 мин после введения в гастральную полость зооида *ПХ* почти исчезает с поверхности клеток, но присутствует в *ДВ* и мелких, около 100—200 нм гладких пузырьках (*ГП*) (рис. 1, Г). В это же время она появилась в межклетниках между гастродермальными клетками, но до мезоглеи не проникала [43]. Фиксации с лантаном показали, что сеп-

тированные контакты между гастродермальными клетками препятствуют проникновению этого маркера вдоль их латеральной поверхности (рис. 1, Ж). *ПХ*, выявленная через 30 мин после введения, обнаруживается как в апикальной, так и в средней части цитоплазмы пищеварительных клеток (рис. 2, 1), причем у поверхности мембраны — это мелкие *ГП* и *ДВ* (рис. 1, В, Г), а несколько глубже в цитоплазме — крупные вакуоли и везикулы с гетерогенным содержимым. Продукт реакции на *ПХ* в крупных вакуолях и везикулах обнаружен в виде электронноплотных гранул или электронноплотного гомогенного слоя, покрывающего внутреннюю мембрану вакуолей (рис. 1, Д, Е). Везикулы с гетерогенным содержимым, по-видимому, образуются в результате слияния мелких *ГП* друг с другом и с имеющимися в клетках фаголизосомами. На этом сроке *ПХ* появляется в межклетниках у мезоглеи и в мелких везикулах округлой формы, расположенных недалеко от латеральной поверхности пищеварительных клеток. На некоторых срезах везикулы контактировали с инвагинациями латеральной мембраны клеток, также заполненными продуктом реакции на *ПХ* (рис. 2, В). Через 60 мин после введения *ПХ* обнаруживается в везикулах у латеральной поверхности клеток и в надъядерной части цитоплазмы, в межклетниках у мезоглеи, а также в самой мезоглее, которая дает интенсивную реакцию на *ПХ* (рис. 2, А). В цитоплазме и межклетниках эпидермальных клеток тоже присутствует *ПХ*, в частности, она отмечена в мелких и крупных везикулах в цитоплазме книдобластов и эпителиально-мышечных клеток (Рис. 2, Д, Е).

При введении *ПХ* в низкой концентрации (0.005%) она выявляется через 5—15 мин в отдельных *ДВ*; в *ГП* и вакуолях продукта реакции на *ПХ* обнаружено не было.

Как правило, большинство пищеварительных клеток участвует в поглощении *ПХ*, однако были отмечены некоторые различия в интенсивности и количестве поглощенной метки между соседними клетками. Так, например, продукт реакции на *ПХ* мог полностью отсутствовать в отдельных пищеварительных клетках дистальной части столонов и гидрантных почек.

Поглощение *ПХ* железистыми белоксинтезирующими клетками

На коротких сроках от 5 с до 5 мин *ПХ* выявляется на апикальной поверхности клеток, а через 15–20 мин — в мелких пузырьках и отдельных гетерофагосомах в апикальной части цитоплазмы, между гранулами секрета (рис. 2, Б). Через 30—60 мин в железистых клетках были отмечены инвагинации базолатеральной поверхности, заполненные продуктом реакции на *ПХ*, и мелкие везикулы с *ПХ* вблизи этих инвагинаций (рис. 2, Д).

ОБСУЖДЕНИЕ

В пищеварительных клетках *O. loveni* пиноцитоз *ПХ* происходит у основания микроворсинок, в результате чего внутрь цитоплазмы отделяются два типа везикул *ГП* и *ДВ*. Пиноцитозная природа *ДВ* показана в пищеварительных клетках гидры [220]. Абсорбция белков, похожими на *ДВ* структурами обнаружена в кишечнике золотой рыбки (*Carassius auratus auratus*) и в некоторых других тканях млекопитающих [134].

Между *ДВ* и *ГП* у обелии найдены следующие функциональные различия: а) поглощение субстрата с помощью *ДВ* происходило с большей скоростью, чем с помощью *ГП*; б) *ДВ*, в отличие от *ГП*, способны поглощать субстрат, введенный в низкой концентрации (0.005%), в) *ГП* могут сливаться друг с другом и со вторичными лизосомами. Слияние *ДВ* между собой и с другими везикулами не обнаружено, хотя у гидры Клаутербек [220] нашел *ДВ* в составе фаголизосом. Все это функционально сближает *ДВ* и типичные окаймленные пузырьки (пузырьки, имеющие клатриновую оболочку), которые являются носителями рецепторного пиноцитоза [91, 188, 256]. По-видимому, *ДВ* и подобные им структуры участвуют в селективной абсорбции белка. На основании полученных данных можно представить следующую картину поглощения *ПХ* пищеварительными клетками: адсорбция *ПХ* на поверхности клетки, образование пиноцитозных инвагинаций, формирование *ДВ* и *ГП*, слияние микровезикул и образование макровезикул и вакуолей. Сравнивая пиноцитоз *ПХ* у обелии с поглощением белков в других тканях [230, 188, 108], можно заключить, что крупные вакуоли и везикулы с гетерогенным содержимым аккумулируют поглощенный субстрат. Часть из них, по-видимому, представляет собой вторичные лизосомы [17], а другие, возможно, участвуют во внутриклеточном транспорте. Аккумуляция поглощенного субстрата в крупных вакуолях пищеварительных клеток была отмечена у колоннальных асцидий [108].

Появление *ПХ* в межклетниках у мезоглеи на поздних сроках (более 30 мин) после введения в гастроваскулярную систему колонии можно объяснить двояко: а) проникновением *ПХ* через апикальную мембрану пищеварительных клеток и ее транспортом в везикулах к базо-латеральной поверхности клеток, где происходит выведение *ПХ* в межклетники; б) проникновением *ПХ* непосредственно через межклеточные контакты вдоль латеральной поверхности клетки. В этом случае инвагинации и везикулы в базо-латеральной области пищеварительных клеток следует трактовать как пиноцитозные.

В пользу первого предположения можно привести факты об ограниченной проницаемости септированных контактов обелии для лантана или *ПХ* на ранних сроках после ее введения в гастральную полость зооида [43]. Однако следует отметить, что у другого представителя Hydrozoa — гидры — септированные контакты хорошо проницаемы для всех известных маркеров [258]. Кроме

того, известно, что возможен транспорт белков через цитоплазму клеток в межклетники (пиноцитозный комплекс в клетках кишки новорожденных млекопитающих [91])

В пользу второго предположения говорят данные о существовании пиноцитозных каналов в базо-латеральной области клеток некоторых беспозвоночных [27], а также позвоночных животных [129], где происходит наиболее интенсивное поглощение маркера.

Появление *ПХ* в межклетниках и везикулах эпидермальных клеток можно объяснить ее проникновением через мезоглею, которая, по-видимому, обладает способностью пропускать *ПХ*.

Подводя итог, можно сказать, что межклетники и внутриклеточные вакуоли пищеварительных клеток, а также мезоглея играют важную роль в пищеварительных и транспортных процессах. Возможно, что таким образом эпидермальные клетки гидроидов снабжаются белками и другими необходимыми веществами.

DIGESTION OF COLONIAL HYDROIDS: HORSERADISH PEROXIDASE ABSORPTION IN THE GASTRODERMAL CELLS OF OBELIA LOVENI (CAMPANULARIIDAE, HYDROZOA)

H. P. Makarenkova

Zoological Institute Ac. Sci., USSR, Leningrad

Protein absorption in the colonial hydroid *Obelia loveni* was investigated by electron microscopic cytochemistry using horseradish peroxidase (HRP) as a tracer. HRP was injected into the gastric cavity with the help of micropipet. After HRP injections the pieces of colonies were fixated at selected intervals and processed for electron microscopy using the technique of Adams and Graham, Karnovsky for demonstration of HRP activity.

The HRP absorption was noted for absorptive and zymogenetic cells. Mucous cell did not show evidence of HRP uptake. At the short intervals (10—30 s, 15 min) in the absorptive cells HRP is absorbed by pinocytic invagination of the apical plasmalemma and appears to be localized in discoidal vesicles and smooth microvesicles. At the long interval (30—60 min) HRP is localized in macrovesicles, vacuoles, mesoglea and intracellular space between gastrodermal and epidermal cells and also in microvesicles near lateral cytoplasm absorptive cells. Probably the macrovesicles, vacuoles, mesoglea are important sites of intracellular transport and digestion.

ВЫБОР ПОКАЗАТЕЛЕЙ ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ ВОЗДЕЙСТВИЯ ПЕРЕМЕЩЕНИЯ ВОДЫ НА ГИДРОИДОВ

О. И. Малютин, Н. Н. Марфенин

Московский государственный университет

Сила и характер перемещения воды, наряду с другими важнейшими экологическими факторами, определяют распространение колониальных гидроидов в море [201, 243, 99] Эксперименты

в лабораторных условиях, проведенные ранее одним из авторов данной работы [46], позволили установить, что разным видам гидроидов присущи свои оптимальные значения скоростей обтекания колоний водой, при которых они лучше всего растут. Было одновременно выяснено, что последнее связано с успехом захватывания гидрантами пищи. Таким образом, возникла задача сравнительного изучения поведения различных гидроидов в потоке воды с целью выявления обстоятельств, мешающих гидрантам эффективно охотиться. Это позволило бы лучше разобраться в экологии гидроидов и понять, на чем основано разделение экологических ниш между ними. Данная статья посвящена первому этапу работы, на котором был осуществлен поиск наиболее перспективных показателей сравнения.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

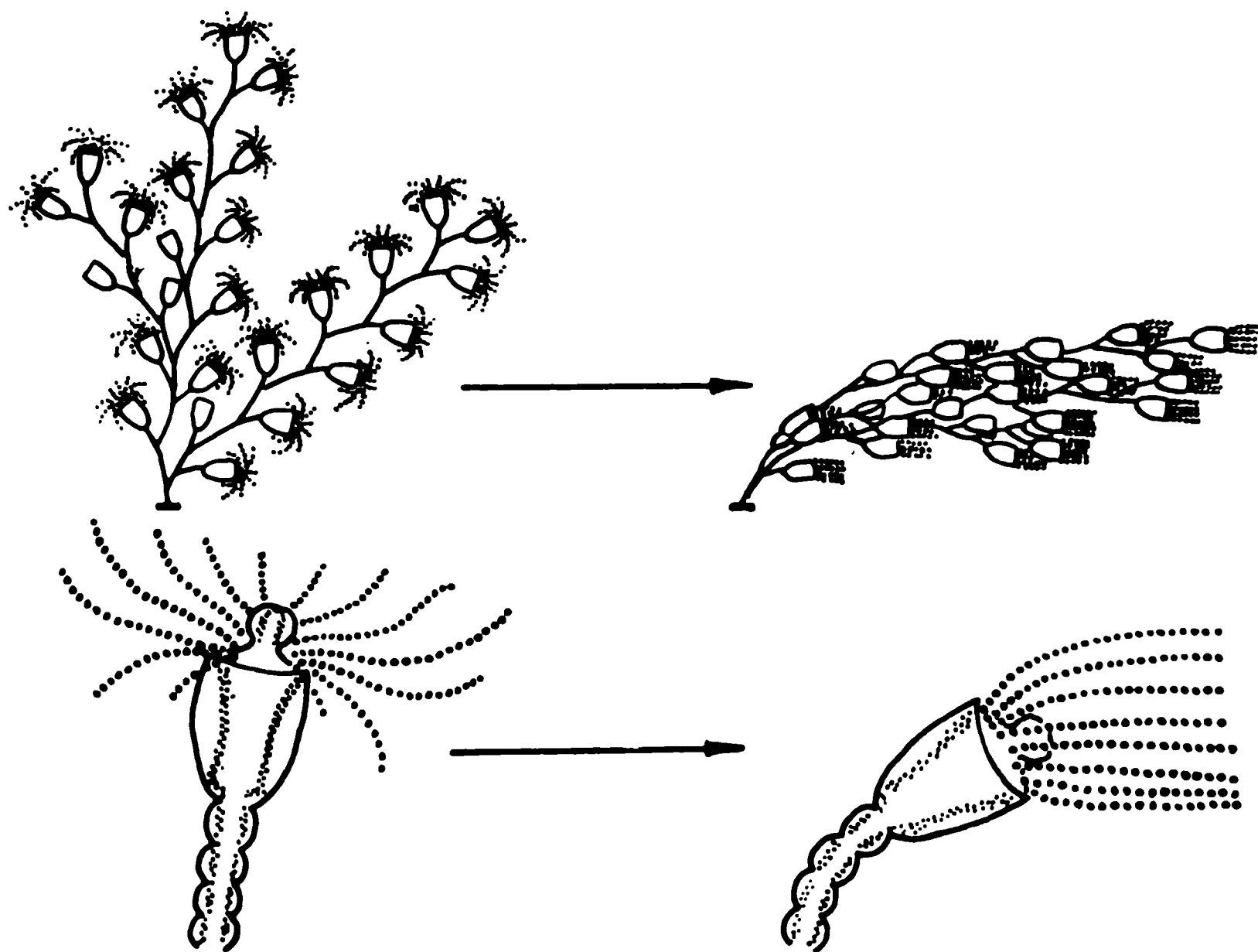
Работа проводилась на Беломорской биостанции МГУ в 1985 г. Отдельные колонии помещали в струю воды, создаваемую внутри аквариума (500×330×330 мм) помпой с выходным отверстием диаметром 18 мм. Скорость струи можно было регулировать в пределах 0.03—0.29 м/с (скорость определяли с помощью киносъемки по движению науплиусов артемии). Часть колоний (*Obelia loveni*, *O. flexuosa*, *O. longissima*) была выращена на стеклах, которые закрепляли параллельно потоку, как можно ближе к соплу помпы, так, что расстояние от него до исследуемых колоний обычно было 50—70 мм. Часть колоний (*Obelia geniculata*, *Dynamena pumila*, *Clava multicornis*) была на естественных субстратах (водоросли), которые закрепляли таким же образом, что и стекла. Большие побеги *Hydrallmania falcata* и *Abietinaria abietina* закрепляли на иглоподобном держателе и вносили его в струю на расстоянии 20 мм от сопла помпы так, чтобы побег был ориентирован по течению. Регистрации состояния побегов и гидрантов осуществляли с помощью макрофотосъемки, а также киносъемки («Красногорск», 16 мм). Недостаток метода заключается в том, что скорость течения существенно уменьшается по мере отдаления от оси струи. Поэтому мы всякий раз специально следили за тем, чтобы колонии оказались в центре струи.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Непосредственные наблюдения через бинокляр за состоянием побегов и гидрантов исследуемых гидроидов в спокойной и подвижной воде позволили выявить три группы факторов, влияющих на успех захвата добычи гидрантами.

В спокойной воде у всех гидроидов гидранты были с расправленными и напряженными щупальцами, расположенными венчиками или, как у *C. multicornis*, торчащими в разные стороны.

Ветви у побегообразующих гидроидов, отходя под определенным углом (около 60°) от ствола, позволяли колониям охватывать наибольший (относительно их размеров) объем окружающего пространства (рис. 1, слева)



Действие потока воды на колонии гидроидов побег (сверху) и гидрант (снизу) *Obelia* в покое, справа

В подвижной воде картина была иной. Побеги на достаточно сильном течении налегали друг на друга, а боковые ветви прижимались к стволу. В результате объем охватываемого колонией пространства снижался. Гидранты при сильном течении воды не могли удерживать свои щупальца в рабочем ловчем положении. Они вытягивались вдоль течения. Венчик становился похожим на метелку, а при еще более сильном течении — на кисточку (рисунок, справа). Естественно, что способность заякоривать добычу при этом значительно уменьшалась. Кроме того, поток воды вызвал раскачивание побегов, которое ускорялось при усилении течения. Возрастание частоты раскачивания вызывало вибрацию побегов.

Перечисленные последствия влияния перемещения воды на положение побегов и гидрантов проявились у исследованных видов гидроидов при разных скоростях течений. Результаты сравнения мы приводим по обсуждаемым показателям.

Наклон побегов и угол между ветвями и стволом

Наиболее гибкие побеги — у *O. loveni*. Уже при скорости течения 0.03 м/с они начинали наклоняться к субстрату. Одновременно уменьшался угол между боковыми ветвями и стволом, причем при скорости течения 0.06 м/с боковые ветви оказывались прижатыми к стволу.

У остальных видов наклон побегов к субстрату начинал проявляться лишь при скорости течения не менее 0.06 м/с. Уменьшение угла между боковыми ветвями и стволом у *O. longissima* можно заметить лишь при скорости течения не менее 0.1 м/с, а у *O. flexuosa* — не менее, чем 0.19 м/с. Данных по *O. geniculata* получить не удалось, так как все побеги были неразветвленными. У *D. pumila* явного уменьшения угла между боковыми ветвями и стволом не было обнаружено даже при наибольших скоростях течения.

Положение щупалец

При малых скоростях течения — 0.03—0.04 м/с — у всех сравниваемых видов гидрондов щупальца оставались расположенными в виде венчиков. При 0.06 м/с у *O. loveni* и *O. longissima*, а при 0.1 м/с у *O. geniculata* и *O. flexuosa* такое расположение щупалец нарушалось; они уже не удерживались перпендикулярно телу гидранта, венчики деформировались и становились похожими на метелки. У *D. pumila* это было зарегистрировано лишь при 0.19 м/с.

Возрастание скорости течения приводило к тому, что щупальца вытягивались по течению и венчик становился похожим на узкую метелку. Это происходило у изученных видов при разных скоростях течения.

Положение гидротек

При достижении течением скорости 0.06 м/с у *O. loveni* было видно, как гидротекки начинали прижиматься течением к ветвям. У *O. longissima* это происходило при скорости не менее 0.1 м/с, а у *O. geniculata* и *O. flexuosa* лишь при 0.19 м/с. У *D. pumila* гидротекки неподвижны, так как они не имеют ножек и неотделимы от ветвей.

Вибрация побегов

У всех сравниваемых видов, кроме *O. longissima*, относительно которой не удалось получить данных, при скорости течения 0.1 м/с и более наступала вибрация верхушек побегов. У *O. loveni* это сразу же проявлялось сильно, т. е. амплитуда вибрации и захваченная вибрацией часть дистального участка побега была больше,

чем у других видов. У *D. pumila*, наоборот, вибрация при 0.1 м/с выглядела еще очень слабо. Увеличение скорости течения в исследуемых пределах приводило к усилению вибрации, что выражалось в амплитуде и длине вибрирующего участка. Особенно сильно вибрировали побеги у *O. loveni* и *O. flexuosa*, меньше — у *O. geniculata* и *D. pumila*.

Реакция на течение у других видов гидроидов

Реакцию побегов обелий и динамены на перемещение воды вокруг колонии можно считать средней. Есть виды, более и менее чувствительные к течению.

В колониях *Clava multicornis* крупные гидранты, лишенные гидротек, непосредственно отходят от столонов. Уже при скорости течения 0.04 м/с сами гидранты и их щупальца перемещением воды разворачиваются по течению. Сфера облова в результате значительно уменьшается. Таким образом, наибольшая сфера облова колонии *C. multicornis* сохраняется при затишье. Даже слабое течение, такое как 0.04 м/с, отрицательно сказывается на способности колонии облавливать окружающее пространство.

Другой пример: гидротекки стелющихся колоний *Calycella syringa* оказались очень устойчивыми в потоке воды — они не отклонялись в сторону и не вибрировали даже при скорости течения 0.29 м/с. Также у *Abietinaria abietina* боковые ветви не сгибались к стволу, и сам побег не вибрировал при этой скорости.

Побег *Hydrallmania falcata* высотой 70 мм в потоке воды сгибается по течению. При этом его проксимальные, наиболее длинные ветви первого порядка экранируют собой всю дистальную часть побега от прямого воздействия течения. Остальные, более молодые веточки оказываются в зоне затишья или значительного ослабления силы потока. В то время, как проксимальные ветви при скорости течения 0.29 м/с частично пригибаются к стволу, остальные ветви не меняют угла наклона и не вибрируют.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Проведенные наблюдения позволили представить реальное положение побегов и гидрантов в подвижной среде, которое существенно отличается от собственного гидроидам положения в покое. Происходящие с ними изменения можно подразделить на пять основных процессов: изгиб или разворачивание побегов по течению, прижимание боковых ветвей к стволу, разворачивание гидрантов по течению; деформация венчиков щупалец; раскачивание или вибрация побегов и гидрантов. Мы убедились на основе первичных наблюдений, что для каждого вида характерно свое сочетание этих процессов. Даже у весьма близких по строению и родству видов значения скоростей течения, при которых происходят описанные изменения, оказываются различными. Сле-

довательно, используя найденные показатели, можно подойти к количественному изучению роли гидродинамики в экологии гидроидов, в частности, в дифференцировке их экологических ниш.

IN SEARCH OF INDICES FOR THE WATER STREAM'S ACTION ON HYDROIDS RESEARCH

O. I. Maljutin, N. N. Marfenin

Moscow State University

A water stream force upon 9 colonies of the 9 hydroid species was investigated. Speed of the water stream was regulated within the limits of 0.03—0.29 m/s. Three main results of the stream action have been found: 1) a pressing of the hydroid's uprights to substrate and branches to hydrocaulus; 2) deformation of the whorl of tentacles shape up to dangle them along a strong stream; 3) a swinging or vibration of the uprights. Associating with these results the stream speed values were not the same for different hydroid species, that could be used for interpretation of the hydroid distribution.

ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ РАСПРЕДЕЛИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ В КОЛОНИИ У ГИДРОИДОВ: НОВЫЙ МЕТОД И ФАКТЫ

Н. Н. Марфенин

Московский государственный университет

Гидроплазма — жидкость, заполняющая гастроваскулярную полость колонии книдарий, большую часть времени находится в движении. В тех случаях, когда она течет постоянно в одном направлении (как, например, у кораллов *Acropora* [45] или у гидроидов *Tubularia* [94, 47]), понять общую закономерность ее перемещения в разветвленной колонии не представляет особого труда. Однако у большинства гидроидов направление и скорость перемещения гидроплазмы непостоянны: они меняются в одном месте колонии и различаются при одновременном сравнении их в разных ее участках. Неупорядоченность таких перемещений долгое время не вызывала сомнений, чем, видимо, и объясняется отсутствие исчерпывающих исследований в этой области. Тем не менее, имеются две работы, в одной из которых перемещения гидроплазмы автор связывает с пульсациями верхушек роста [144], а в другой — с перистальтикой желудочных отделов гидрантов [133]. К сожалению, из этих работ совершенно не ясно, сколько эффективно способна подобная распределительная система выполнять свои функции и как взаимосвязаны ее многочисленные пульсаторы.

Позднее результаты исследований роста и морфологической целостности колонии дали достаточно оснований предполагать возможность быстрого переноса пищи через всю колонию [44]. Возникла задача изучения функционирования столь необычной нецентрализованной распределительной системы, в которой перемещение гидроплазмы порождается множеством пульсаторов.

Методически задача оказалась сложной, так как способов одновременной регистрации перемещений гидроплазмы в разных частях колонии не было и до сих пор нет. Поэтому нам пришлось проследивать гидроплазматические течения (ГПТ), перемещая колонию под микроскопом, а результаты наблюдений заносить на схему колонии. Этот относительно простой способ помог нам выяснить в самых общих чертах механизм образования течений и вывести ряд закономерностей [28, 48]

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ РАСПРЕДЕЛИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ «ПУЛЬСАТОРНО-ПЕРИСТАЛЬТИЧЕСКОГО ТИПА»

1. Верхушки роста и гидранты (особенно переваривающие пищу или рассасывающиеся) пульсируют, приводя тем самым гидроплазму в движение.

2. Пульсации каждой верхушки роста или гидранта по отдельности не создают мощного протяженного ГПТ и не влияют существенно на такое течение, если оно уже имеется (принцип слабого воздействия части на целое).

3. Эффективность акта пульсации как движителя гидроплазмы зависит от того, насколько пульсатор к моменту сжатия был заполнен гидроплазмой, что, в свою очередь, определяется интенсивностью ее притока из других отделов колонии. Верхушка роста или гидрант могут пульсировать независимо ни от чего, но степень влияния каждого акта пульсации на перемещение гидроплазмы определяется степенью его совпадения с формирующимся течением гидроплазмы (принцип возрастания силы действия части пропорционально соответствию доминирующим в системе процессам).

4. Такая ситуация становится возможной благодаря неравнозначности актов сжатия и расширения пульсатора в перемещении гидроплазмы. Достаточно сильным движителем является только акт сжатия пульсатора. Благодаря этому возникает обратная положительная связь между силой сжатия пульсатора и нагнетанием в него перед этим гидроплазмы из других частей колонии.

5. По ценосаркальной трубке может идти перистальтическая волна расширения—сжатия, которая не является самостоятельной. Расширение вызывается нагнетанием гидроплазмы в данную часть трубки, что провоцирует последующее сжатие и выталкивание избыточного объема гидроплазмы дальше по трубке, поэтому перистальтическая волна не имеет постоянной скорости.

6. Благодаря эластичности стенок ценозарка перемещение гидроплазмы происходит не одновременно по всей системе. У ГПТ имеется фронт, т. е. граница между неподвижной и уже находящейся в движении гидроплазмой. Иногда фронт виден хорошо и перемещается медленно, иногда его трудно заметить, так как он перемещается слишком быстро. Вероятно, это определяется разницей во внутриполостном давлении по пути распространения ГПТ

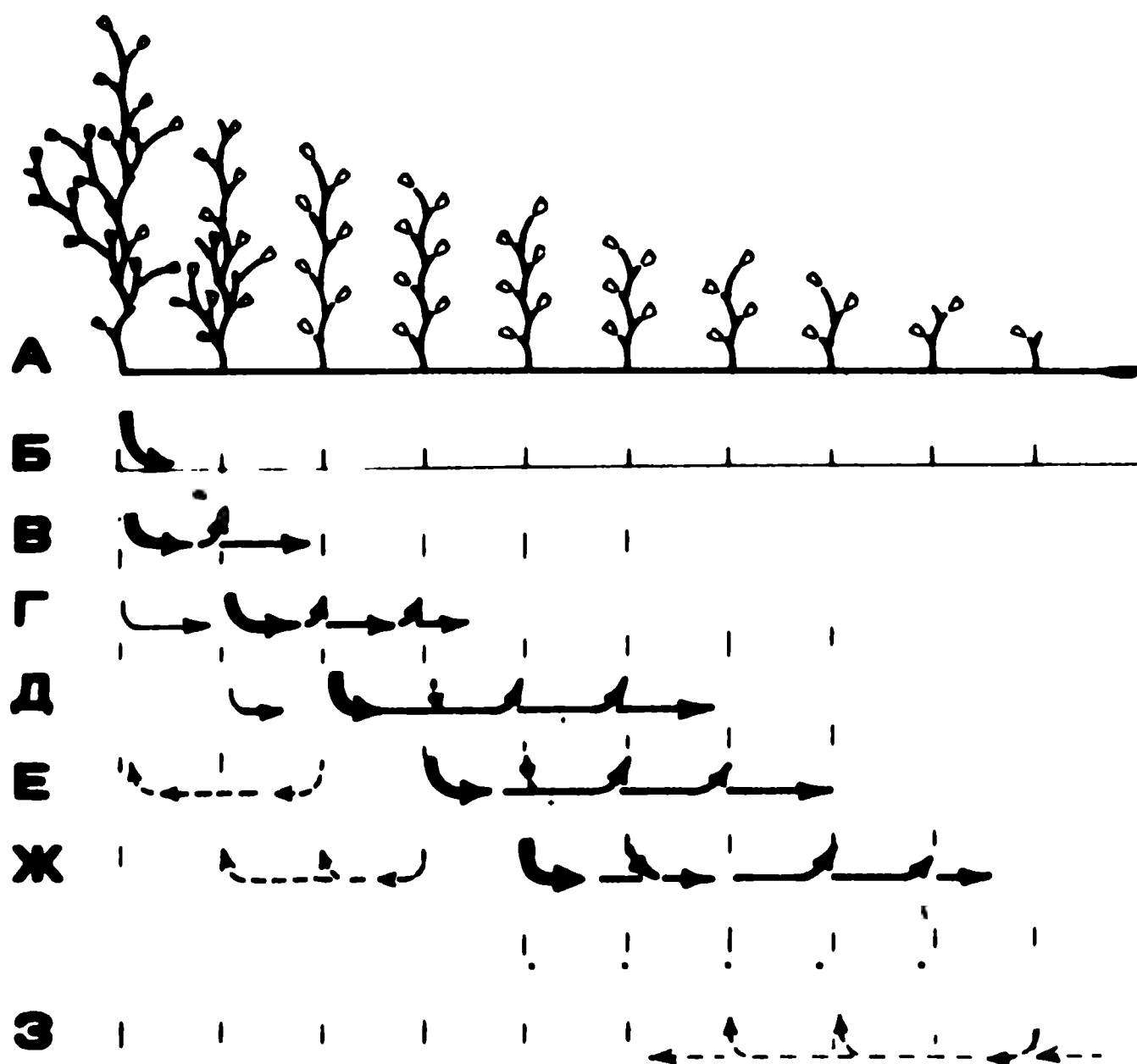


Рис. 1. Порядок перемещения гидроплазмы в луче колонии *Obelia longissima* (А) в течение одного цикла (Б—З)

Сплошные стрелки — магистральный поток, пунктирные — отток гидроплазмы. Толщина стрелок символизирует мощность потока. Между Ж и З вся соокупность течений продолжает перемещаться к верхушке столона без принципиальных изменений

7. Очередное ГПТ возникает в результате спонтанного сжатия отдельных верхушек или гидрантов какого-либо побега, преимущественно в наиболее старой части колонии (рис. 1). Поступая в ближайшие гидранты или верхушки роста того же побега, вытесненная гидроплазма провоцирует и их сжатие. Так процесс становится лавинообразным, мощность ГПТ возрастает, и оно выходит из побега в стolon (рис. 1, Б). Продвигаясь по столону, ГПТ заходит в ближайший побег, вызывая в принявших гидроплазму гидрантах и верхушках ответную реакцию сжатия. Формируется течение, которое выходит из побега в стolon, но не может поступить обратно в первый побег, так как в нем еще не наступила

релаксация, поэтому ГПТ движется в дистальном направлении, становясь однонаправленным (Рис. 1, Г). Возникает фронт течения, быстро распространяющийся по столону от основания одного побега к другому (рис. 1, Д). Наступление релаксации в первых побегах приводит к оттоку части гидроплазмы к ним (рис. 1, Е). С этого момента наблюдается разрыв потока — одна его часть по-прежнему представляет сильное дистально направленное течение, которое было названо магистральным, а другая (позади первого) направлена в противоположную сторону и имеет меньшую скорость. Это течение мы называли компенсаторным. Весь комплекс ГПТ — фронт течения, принимающие гидроплазму побеги, выталкивающие ее побеги, место разрыва потока и группа релаксирующих после сжатия побегов — постепенно смещается обычно в дистальном направлении.

Само течение становится возможным вследствие обмена местами объемов гидроплазмы. Задняя часть столба гидроплазмы с пищей становится передней, а обедненная пищей — замыкающей. Это повторяется почти в каждом междоузлии столона.

8. Для взаимоподстраивания пульсаций достаточно, чтобы сильный приток гидроплазмы в верхушку или в гидрант сдвинул фазу пульсации у пейсмекера, что описано для ростовых пульсаций у *Bougainvillia sp.* [262]

ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОЕ ИЗМЕРЕНИЕ СКОРОСТЕЙ ГИДРОПЛАЗМАТИЧЕСКИХ ТЕЧЕНИЙ В ОДНОМ МЕСТЕ

Имея представление об основных закономерностях перемещения гидроплазмы в колонии, можно перейти к более точному изучению процесса, основываясь на продолжительных наблюдениях гидроплазматических течений (ГПТ) в каком-либо одном месте, т. е. к изучению ГПТ принципиально иным методом — без сканирования вдоль колонии.

Для этого не менее часа в избранном месте колонии через каждые 30 с отмечали направление и измеряли скорость ГПТ по времени прохождения взвешенными в гидроплазме частицами миллиметрового отрезка. Такая методика дает возможность определять продолжительность течения, его наибольшую и среднюю скорости, примерный объем перенесенной гидроплазмы, продолжительность фазы покоя, соотношение дистально и проксимально направленных течений и объемов перенесенной гидроплазмы, периоду ГПТ и т. д. Благодаря точным количественным измерениям стало возможным сравнение ГПТ в разных местах колонии, а также у разных видов гидроидов. Метод позволяет следить за изменением характера перемещения гидроплазмы и изучать реакцию ГПТ на различные экспериментальные воздействия.

Мы применили его для выяснения степени зависимости ГПТ от различных условий: температуры, осушения колоний, кормления гидроидов, что поможет также избежать возможных арте-

фактов при исследовании функционирования «пульсаторно-перистальтической» распределительной системы. Все опыты проводили на колониях *Obelia loveni*.

Реакция ГПТ на повышение температуры

Наблюдали ГПТ в колонии сначала при 11.5° — 12.3° (колония находилась не менее 12 ч до опыта), а затем практически без перерыва при 16.8° — 18.0° (добавляли в ту же кювету теплую воду). Характер ГПТ при повышении температуры изменился моментально и существенно. До повышения температуры течения были непродолжительными (обычно 0.5—1.5 мин), слабыми (средняя скорость 0.11 мм/с), редкими — 70% времени гидроплазма находилась в покое. Для таких слабых ГПТ, как правило, характерна неясно выраженная регулярность в смене направления течения (рис. 2, А).

При скачкообразном повышении температуры воды на 4.5° ГПТ сразу же стали более продолжительными (в среднем 5 мин), более быстрыми (средняя скорость 0.18 мм/с), с ясно выраженными периодичностью и сменяемостью направлений течения (рис. 2, Б). Теперь уже период покоя составил только 43%.

Реакция ГПТ на осушение колонии

При перекладывании стекол с колониями из аквариума в кювету для наблюдений ГПТ возможно кратковременное осушение колонии. Нас интересовало, не влияет ли это на характер ГПТ. Был проведен опыт, в котором ГПТ наблюдали до и после трехминутного осушения колонии, при температуре воды 17.5° — 18.0° . Общий характер ГПТ остался неизменным — ясно выраженная ритмика, продолжительность течений до и после осушения была около 3 мин, общий вид реограмм весьма сходен. Однако после осушения несколько увеличился период ГПТ (был 7, стал 9 мин), уменьшилась средняя скорость ГПТ (от 0.15 до 0.13 мм/с), увеличилась доля покоя (от 17.5% до 30.0%). В результате на четверть снизился суммарный объем перемещенной гидроплазмы. Все это свидетельствует о некотором снижении активности распределительной системы, вероятно, за счет ее частичной функциональной разбалансированности.

Влияние анестезии гидрантов на ГПТ

Перемещение гидроплазмы создается пульсациями верхушек роста и гидрантов. Применяемый нами метод позволяет соотнести их роль в этом процессе. Анестезировали гидрантов добавлением раствора хлористого магния в дистиллированной воде с сохранением изотоничности исходной морской воды. Опыт

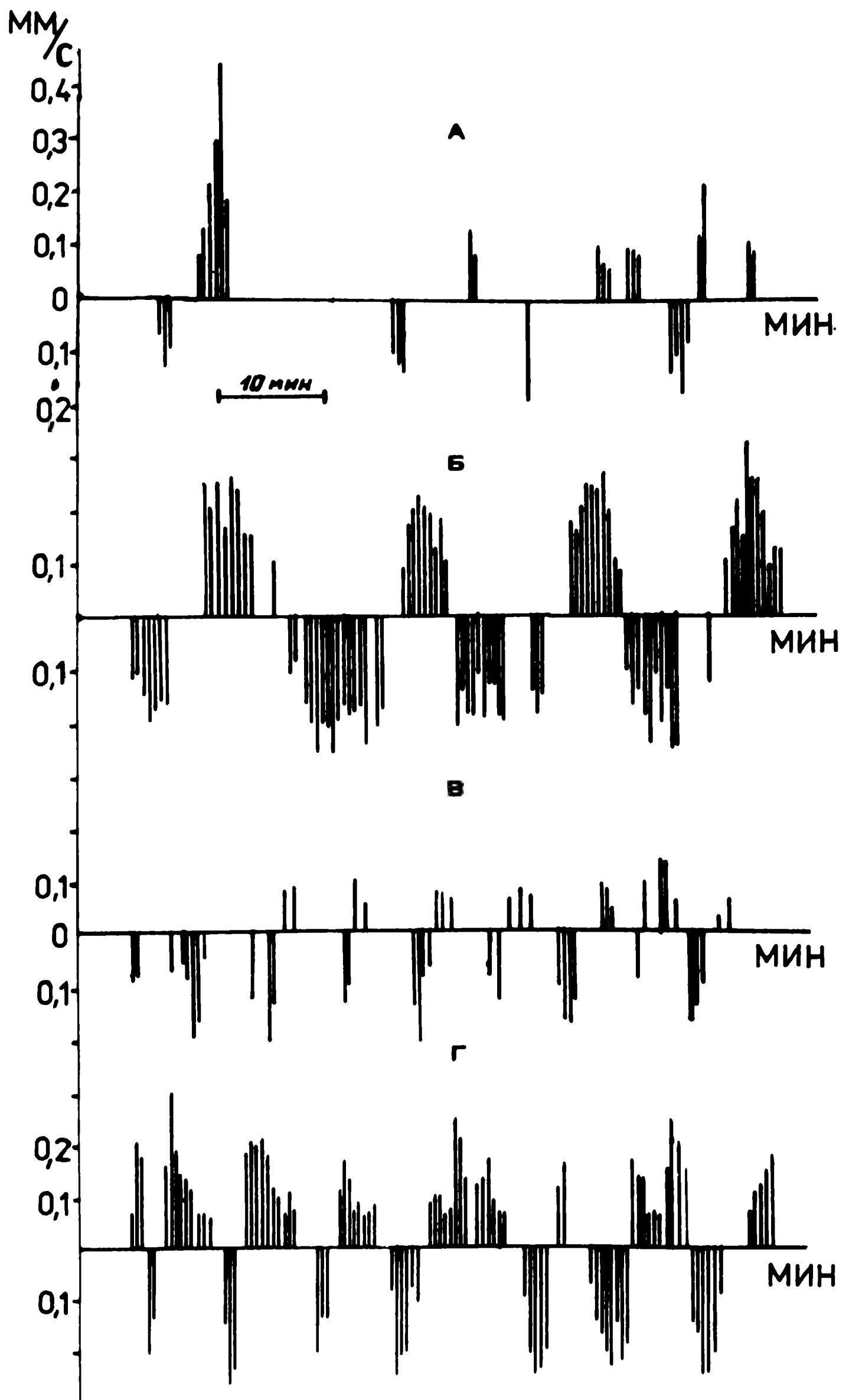


Рис. 2. Диаграммы изменений скоростей перемещения гидронемат в столоне у *Obelia loveni* при длительном наблюдении в одном месте. А — при температуре 12 °С; Б — при температуре 17–18 °С; В — при действии ртутного магнита; Г — через 1 час после отмывки хлористого магния. По оси абсцисс — время (мин); по оси ординат — скорость течения (мм/с) в одну или в противоположную сторону.

проводили при температуре 19.5° — 20.0° . Сразу после добавления магния характер ГПТ резко изменился (рис. 2, В). Продолжительность течений в одну сторону уменьшилась от 3.0 до 0.6 мин. а в другую — от 3.1 до 1.0 мин. Периодичность ГПТ сохранилась, но средний период уменьшился от 9 до 6.7 мин. Однонаправленные течения (т. е. движение в одну сторону) перестали быть направленными. Скорость ГПТ в противоположных направлениях стала существенно различаться: в одном 0.07 мм/с, а в другом — 0.14 мм/с. Продолжительность покоя возросла вдвое. В результате всех этих изменений объем перенесенной за час гидроплазмы уменьшился более чем вдвое.

После отмывки в течение часа от магния в колонии восстанавливались активные мощные ГПТ, причем более мощные как раз в том направлении, в котором при анестезии они были слабее (рис. 2, Г). Это объясняется тем, что в той части колонии, откуда происходили более мощные ГПТ, было существенно больше гидрантов. Период снова стал около 9 мин. Средняя продолжительность ГПТ: в одну сторону — 2.5 мин, в другую — 4.4 мин. Возросла и средняя скорость: в одну сторону от 0.07 до 0.12 мм/с, в другую — до 0.17 мм/с. Период покоя сократился от 62.5% до 19.2%. Объем перенесенной гидроплазмы возрос в 2.7 раза. Все это — признаки возросшей активности распределительной системы. В то же время система ГПТ еще не вернулась в исходное состояние. О ее частичной несбалансированности свидетельствуют различия в характеристиках разнонаправленных ГПТ. Оценивая роль гидрантов в функционировании распределительной системы по изменению объема переносимой за единицу времени гидроплазмы, можно предположить, что на их долю приходится такая же нагрузка по перемещению гидроплазмы, что и на верхушки роста.

Реакция ГПТ на кормление колонии

Поступление в колонию пищи, во-первых, активизирует пульсации гидрантов, а во-вторых, увеличивает объем гидроплазмы. И то, и другое должно сказываться на характере ГПТ. С целью проверки этого предположения был поставлен опыт, в котором использовали колонию, получавшую 20 дней строго определенное количество пищи — по 5 науплиусов артемии в день. В колонии регистрировали ГПТ в течение 3 ч после кормления, во время которого колония получила 50 науплиусов.

Кормление привело к быстрому уменьшению периода ГПТ с 9.3 до 6.2 мин, уменьшению средней скорости течений с 0.17 до 0.13 мм/с, резкому уменьшению продолжительности покоя с 39% до 0.8%. За счет всего этого увеличился объем перемещенной за час гидроплазмы в 1.3 раза. Течения стали прерывистыми, толчкообразными.

В течение последующих 3 ч характер ГПТ несколько изменился, но не вернулся к исходному состоянию. Это свидетельствует о продолжительности влияния кормления на функционирование распределительной системы (рис. 3).

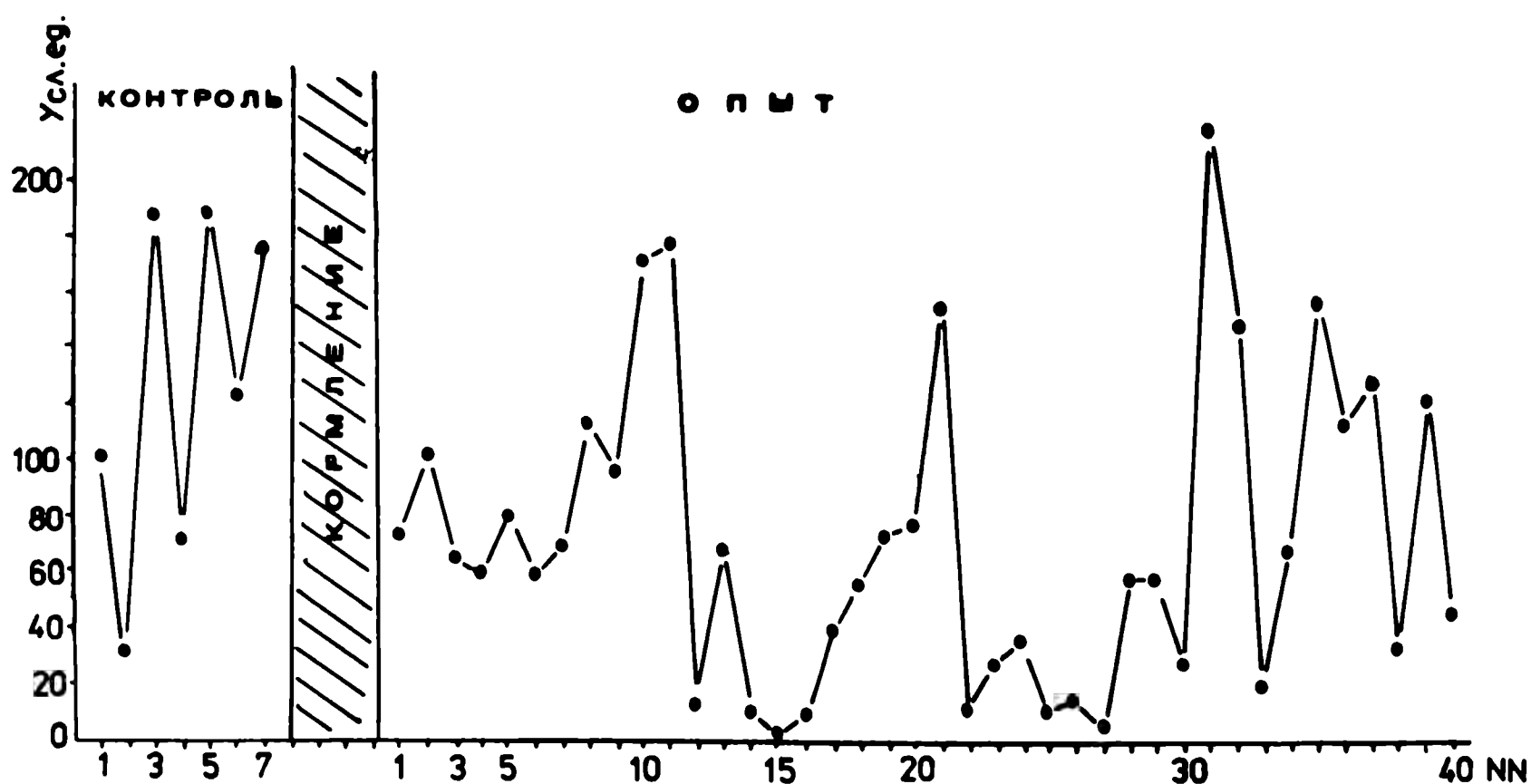


Рис. 3. Мощность гидроплазматических течений до и после интенсивного кормления (на графике *вертикальная полоса*)

По оси абсцисс — номер течения по порядку (в одну сторону), по оси ординат — мощность гидроплазматического течения в условных единицах (1 усл. ед. = 0.1 мм/с · 30 с)

Итак, проведенные нами опыты позволяют рекомендовать новый метод для изучения широкого круга вопросов, связанных с жизнедеятельностью колониальных гидроидов, обладающих достаточно прозрачным ценосарком. Стало очевидным, что температура, кормление, осушение и, по-видимому, любые факторы, влияющие на пульсаторную активность гидрантов или верхушек роста, сказываются на функционировании распределительной системы. В то же время даже в стабильных условиях картина гидроплазматических течений не остается строго постоянной, так как результирующие трансколоннальные ГПТ основаны на подвижном взаимодействии множества пульсаторов, число которых, активность и расположение все время меняются вследствие постоянного роста колонии, рассасывания ее гидрантов и пространственно неравномерного получения пищи. С помощью использованных нами показателей представляется возможным изучение взаимодействия разных частей колонии, степени ее физиологической интеграции, эквифинальности системы и формирования аутоколебательного режима т. е. фундаментальных задач биологии и кибернетики. Сами же колониальные гидроиды безусловно могут быть использованы как замечательные биологические модели примитивных самоорганизующихся систем.

В проведении экспериментов и обработке материала автору помогали А. Л. Беэр и И. И. Зайнев, которым он выражает благодарность.

A TRANSPORT SYSTEM ACTIVITY IN THE HYDROID COLONY: A NEW METHOD AND EVENTS

N. N. Marfenin

Moscow State University

A new method of quantitative study of a hydroids colony transport system activity consist in a regular (every 30 s) registration of the hydroplasm moving direction and velocity during at last 1 hour. This method permits to get some parameters: period, average and maximum velocity extension of a hydroplasma way for one cycle, transporting hydroplasma volume and so on. There was recognised for *Obelia loveni* (Campanulariidae) that temperature changes the pours in the hydroplasma streams cycle (HSC). A draining of colony for 3 min gives smaller result, which nevertheless obviously debalanced transport process. Feeding of the colony gives a shortening of HSC cycle and reducing of an average velocity so as relaxation stage. This result may be recognised during few hours. The $MgCl_2$ solution in sea water breaks off the hydranths pulsations, which decreases HSC activity by half.

МОРФОГЕНЕЗЫ И КЛЕТОЧНЫЕ ПРОЦЕССЫ У ГИДРОИДНЫХ ПОЛИПОВ *OBELIA LOVENI* И *CLAVA MULTICORNIS*

Д. Г. Полтева, В. В. Донаков, Л. Г. Маркова

Ленинградский государственный университет

Клеточный состав гидроидов характеризуется небольшим числом дифференцированных клеток и относительным постоянством динамики клеточных популяций при физиологической регенерации полипов. Колониальные гидроиды дают возможность изучать гаметогенную дифференциацию клеток при переходе к половому размножению, поскольку гаметогенез, оплодотворение и эмбриональное развитие происходят в гонангиях колонии*. В эмбриогенезе гидроидов дифференцируются клеточные линии: эпителиально-мышечные клетки (ЭМК) эпидермы, ЭМК гастродермы и система стволовых интерстициальных клеток (ССИК), локализованная преимущественно в эпидерме. Она представлена рядом клеточных популяций: клетки-родоначальницы — большие *IK*, коммитированные предшественники книдоцитов — малые *IK*, первные клетки, некоторые типы секреторных клеток; часть дериватов *IK* — зимогенные клетки и гоноциты перемещаются в гастродерму [65, 1]. Использование методик авторадиографии, моноклональных антител и различных трансплантаций позволило выявить отдельные клеточные популяции, их трансдифференциро-

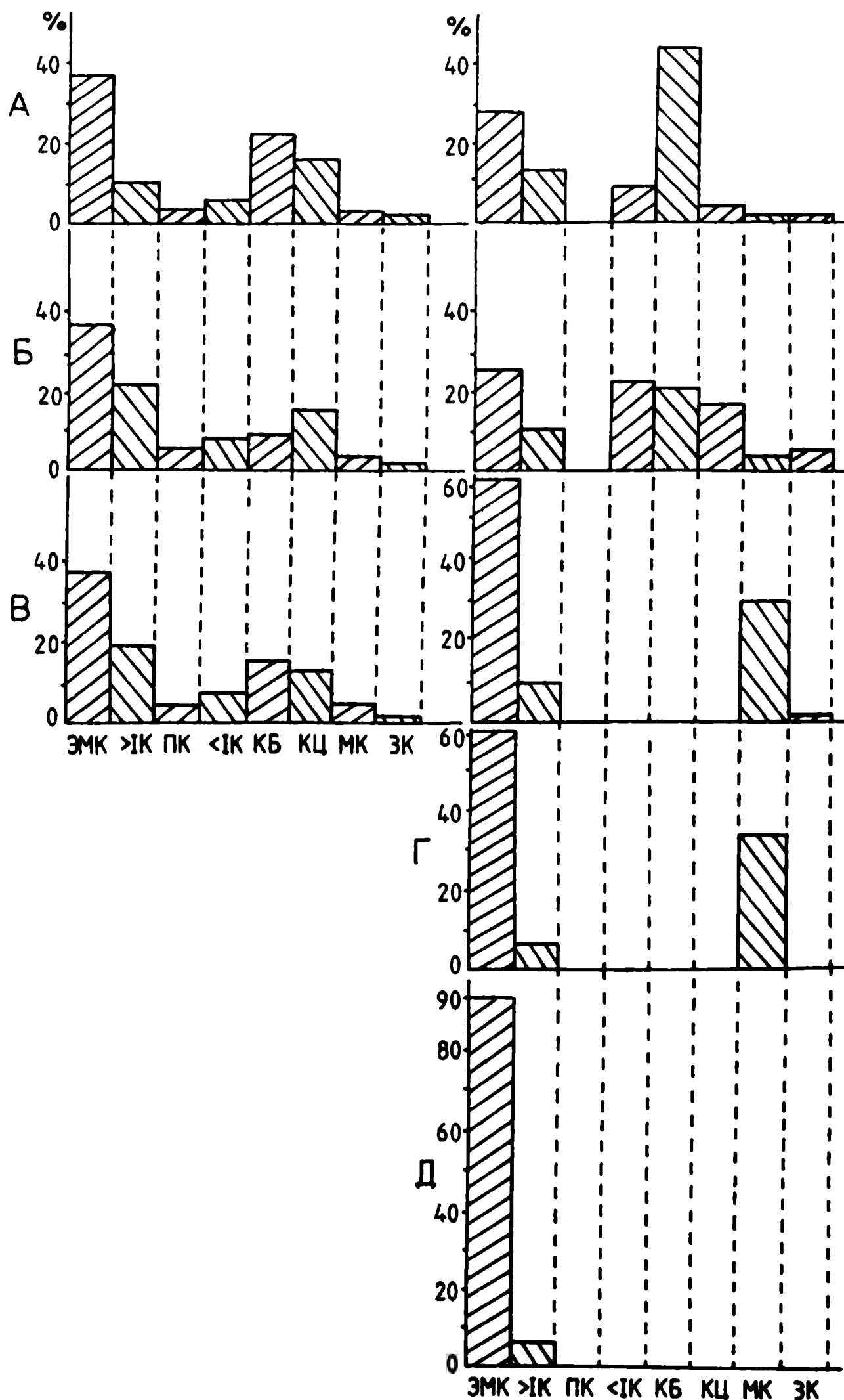
* Речь идет видах, у которых отсутствуют свободноплавающие медузы.

вку и в пределах линий ЭМК [98, 213] Количественные изменения в клеточном составе гидроидов, дифференциация и трансдифференцировки сопровождают все морфогенезы гидроидов — от формирования первичного полипа и колонии до восстановительных морфогенезов.

Мы изучали динамику клеточного состава в колониях беломорского гидроида *Obelia loveni* в связи с переходом колонии к половому размножению и затем к редукции до гидроризы при подготовке к переживанию зимы. Эти изменения клеточного состава не приурочены к отдельным анатомическим отделам колонии, а охватывают весь ценосарк, свидетельствуя о ее высокой интеграции даже на клеточном уровне организации. Эксперименты по эксплантации фрагментов эпидермиса *Clava multicornis* дают представление о чрезвычайно высокой морфогенетической пластичности гидроидов и о взаимозаменяемости клеток в пределах указанных линий.

Клеточный состав колонии определяли на мацерационных препаратах, изготовленных по методике Дэвида [122] с использованием фазово-контрастной оптики и на гистологических парафиновых и полутонких эпоксидных срезах, окрашенных 0.1% толuidиновым синим и 0.1% метиленовым синим, гематоксилинами Майера, Генденгайна, Граата с докраской эозином. Использовали ряд гистохимических методик: выявляли основные и кислые белки, углеводы, гликоген, связанные жиры и ДНК. Измеряли толщину клеточных пластов и размеры клеток. Результаты подсчета клеток разных типов обрабатывались статистически методом однофакторного дисперсионного анализа [14] Попытка использовать инкубацию в растворе H^3 -тимидина для анализа клеточных циклов не дала удовлетворительных результатов из-за плохой проницаемости перисарка, в будущем планируется использование микроинъекций изотопа в гастроваскулярную полость.

Клеточный состав *Obelia loveni* мы условно ограничили двумя клеточными линиями — ЭМК и ССІК, так как ЭМК эпидермы и гастродермы на мацерационных препаратах трудно различимы; в физиологическом отношении эти полуфункциональные клетки также имеют много общего: те и другие образуют интегрированный пласт клеток, обладающий секреторной активностью (в частности, секретируют мезоглею), проводят нервные импульсы и т. п. Взаимная трансформация между ЭМК и ССІК невозможна и они не имеют общего пула клеток-предшественников [64] С другой стороны, при анализе срезов через развивающийся эксплантат *Clava multicornis* топографии ЭМК уделялось наибольшее внимание. Нервные клетки не учитывали на том основании, что в ценосарке колонии они практически отсутствуют, а нервные клетки гидрантов составляют незначительную часть клеточного состава колонии.



Изменения в клеточном составе колоний *Obelia loveni* в течение летнего периода и при подготовке к перезимовыванию

А — колонии без гонангиев (июнь); Б — женские колонии с гонангиями (июль); В — колонии после периода полового размножения (август—сентябрь); Г — колонии (только гидрориза) в октябре; Д — колонии (только гидрориза) в ноябре; три левых вертикальных графика — ствол вертикального побега, пять правых вертикальных графиков — гидрориза. По оси ординат — процентное содержание каждого типа клеток (3—4 колонии), по оси абсцисс — разные типы клеток; ЭМК — эпителиально-мышечные, >IK — большие i-клетки; <IK — малые i-клетки; ПК — половые клетки, КБ — киндобласты; КЦ — киндоциты, МК — морулярные клетки («задубливающие» перисарк), ЗК — зимогенные клетки (пищеварительные)

ОСОБЕННОСТИ КЛЕТОЧНОГО СОСТАВА КОЛОНИИ *O. LOVENI* ПРИ ПЕРЕХОДЕ К ПОЛОВОМУ РАЗМНОЖЕНИЮ

Мы сравнивали колонии без гонангиев, собранные в начале июня, с июльскими колониями, несущими многочисленные гонангии на разных стадиях развития, вплоть до содержащих медузоиды с планулами. Результаты сведены в гистограмму (рисунок). В *СС/К* июньских колоний идет преимущественно книдогенная дифференцировка, однако в гастродерме ценосарка обнаружены мигрирующие большие *IK*-клетки. Ранее было показано [1], что это — дифференцирующиеся гаметы: их ультраструктура маркирована облачками тонковолокнистого материала («перинуклеарные тельца»), выделяющегося через ядерные поры. Таким образом, к появлению гонангиев колония уже располагает определенным запасом гамет. При переходе к половому размножению снижается число книдогенных клеток (малых *IK*, книдобластов) и книдоцитов, возрастает число больших *IK* и, соответственно, половых клеток, а в гастродерме повышается число зимогенных клеток. Дифференциация клеток в *СС/К* гидроризы в это время года идет в двух основных направлениях: в эпидерме дифференцируются книдоциты и морулярные клетки, секрет которых обуславливает формирование перисарка, а в гастродерме — железистые зимогенные клетки, секретирующие пищеварительные фрагменты. Гаметогенная дифференцировка не происходит: очевидно, в этом отделе колонии отсутствуют факторы, ее определяющие.

ОСОБЕННОСТИ КЛЕТОЧНОГО СОСТАВА КОЛОНИЙ, ЗАКОНЧИВШИХ ПОЛОВОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ (КОНЕЦ АВГУСТА—НАЧАЛО СЕНТЯБРЯ)

Начинается деградация старых побегов колонии: в них снижается гаметогенез. Однако в молодых периферических побегах процент клеток книдогенной линии достаточно высок. Несмотря на отсутствие гонангиев в гастродерме ценосарка встречаются мигрирующие гоноциты. Эпидерма гидроризы утолщается, ее клеточный состав заметно меняется: исчезают книдогенные клетки, резко возрастает число морулярных («задубливающих» перисарк) клеток, *ЭМК* синтезируют и секретируют на апикальных концах гликоген, липиды, т. е. основная функция эпидермы гидроризы в это время — утолщение и укрепление перисарка.

В течение сентября и октября происходит резорбция гидрантов, а затем и вертикальных побегов колонии. Резорбция идет в дистопроксимальном направлении и характеризуется достаточной степенью упорядоченности. Дегенерирующие клетки поступают в гастроваскулярную полость, по которой переносятся с гидроплазмой в гидроризу, где утилизируются ее гастродермой в виде вторичной пищи. Исключение составляют большие *IK* и зимоген-

ные клетки гидрантов: они мигрируют в ценосарк проксимальных отделов колонии (зимогенные клетки при этом дедифференцируются) и пополняют популяцию *IK*-родоначальниц.

КОЛОНИЯ, ГОТОВАЯ К ПЕРЕЗИМОВЫВАНИЮ

Колония представлена только гидроризой, одетой толстым и плотным перисарком. Это обстоятельство делает практически невозможным определить *Obelia*, собранных в природе, до вида, и изученные гидроризы могли, возможно, принадлежать близким видам — *O. flexuosa* или *O. geniculata*. Клеточный состав гидроризы однообразен и очень характерен. Эпидерма утоньшается местами до прерывающегося слоя плоских клеток, морулярные клетки деградируют, перемещаются в гастродерму, где перевариваются. Книдоцитов нет. Число больших *IK* остается прежним. Они представляют тот резерв клеток-родоначальниц, который весной обусловит восстановление нормального клеточного состава колонии. Гастродерма утолщена почти втрое и представлена высокими цилиндрическими клетками, заполненными гранулами веществ, дающих реакцию на белки, жиры, углеводы. Полость гидроризы почти не различается. Таким образом, перед наступлением зимы гастродерма преобразуется в депо запасных питательных веществ.

Ножки атекатного колониального гидроидного полипа *Clava multicornis* разрезали по оси на 4 кольцеобразных фрагмента 3—4 мм длиной, затем в каждом фрагменте отделяли слой гастродермальных клеток; разрез при этом проходил по слою мезоглеи, довольно толстому у этого гидроида (рис. 24, *вклейка*). Эпидермальные фрагменты легче отделяются и лучше выживают, чем гастродермальные, но и те, и другие способны развиваться до полипа с нормальной тканевой организацией. Зачатки щупалец у эпидермальных эксплантатов появляются на 11—13-е сутки, в зависимости от размера отделенного фрагмента. Сначала они располагаются по всей поверхности эксплантата, затем смещаются к одному из концов — будущему головному. Эпидермальный эксплантат принимает шарообразную форму благодаря сокращению базальных мионем эпителиального слоя, мезоглея оказывается внутри, однако полного смыкания ее краев не наблюдается. Постепенно (к 10 сут) эпидерма заполняет всю полость эксплантата, располагаясь по поверхности мезоглеи. Исходная мезоглея разрыхляется и исчезает, заменяясь новым тонким мезоглеальным слоем (рис. 2, *Б*). Пролиферирующие эпидермальные клетки становятся меньше, менее вакуолизированы, в их основании располагаются большие *IK*, эксплантат приобретает эмбриоподобную организацию. Начиная с 10—12 ч развития, происходит резкое повышение митотической активности в системе стволовых

IK, большие и малые *IK* образуют скопления по 14—20 клеток, а к 48 часам *IK* образуют почти 1/3 клеточного состава. Они обуславливают дифференциацию специализированных клеточных типов в эпидерме (книдогенез) и в гастродерме (зимогенные клетки). Таким образом, в условиях эксплантации цитогенетические потенции клеток (в частности, *ЭМК*) реализуются значительно шире.

MORPHOGENESIS AND CELL PROCESSES IN HYDROID POLYPS *OBELIA LOVENI* AND *CLAVA MULTICORNIS*

D. G. Polteva, V. V. Donakov, L. G. Markova

Leningrad State University

Quantitative characteristics of the cell composition of the different parts of *Obelia loveni* colony and their changing during different seasons were obtained. It is shown that proportion cells and their differentiated derivatives (proportion between cnidogenic and gametogenic differentiation in particularly) depends on physiological state of colony. Hydrorhysa is a depot of the interstitial cells (IC): in summer cnidogenesis takes place in its IC clusters, in autumn their IC migrate into hydrorhysa during vertical stems resorption. It is the epithelio-muscular cells (EMC) physiological activity connected with perisarc substances secretion and nutrient substances accumulation is demonstrated histochemically. It was obtained by experiments, that polyp of *Clava multicornis* can develop from epidermal fragments. Gastroderm develops owing epidermal EMC transformation. A burst of IC proliferation was noted in a day after beginning of the development. The epiderm in gastrodermal explantates forms by gastrodermal EMC migration through mesoglea (which degenerates and substitutes by new one). IC are developing by gastrodermal zymogenic cells transdifferentiation. So cytogenic potentialities of different cell lines can be realized more widely in experimental conditions (during somatic embryogenesis).

К ВОПРОСУ О СИСТЕМАТИЧЕСКОМ ПОЛОЖЕНИИ *POLYPODIUM HYDRIFORME* USSOV (CNIDARIA)

Е. В. Райкова

Институт цитологии АН СССР, Ленинград

В последнее время удалось расшифровать паразитическую часть цикла развития *Polypodium hydriforme* и на цитологическом уровне замкнуть его [69, 71, 72, 73]. Несмотря на то, что еще остаются загадочными существенные вопросы биологии этого животного, и среди них основной — функция его «женских» гонад, нам кажется уместным высказать свои соображения о положении *Polypodium* в системе книдарий.

Цикл развития *P. hydriforme* состоит из двух фаз: паразитической и свободноживущей. Паразитическая фаза включает следующие стадии, развивающиеся в ооцитах осетрообразных: двуядерная клетка, клетка в клетке, морула, планула, столон без щупалец, столон со щупальцами [72]. Стадии от планулы до столона со щупальцами включительно инвертированы, т. е. гастродерма у них занимает наружное положение. Переход к нормальному расположению зародышевых пластов происходит непосредственно перед нерестом и выходом паразита в воду. В воде развиваются свободноживущие стадии: столон с наружными щупальцами, быстро распадающийся на фрагменты — сначала из нескольких особей, которые затем распадаются до одиночных животных. В течение всего лета одиночные полипы, имеющие разное число щупалец, кратное 6, делятся паратомией. Деление это продольное и замечательно тем, что начинается на аборальном полюсе, а ротовые конусы разделяются последними (рис. 1).

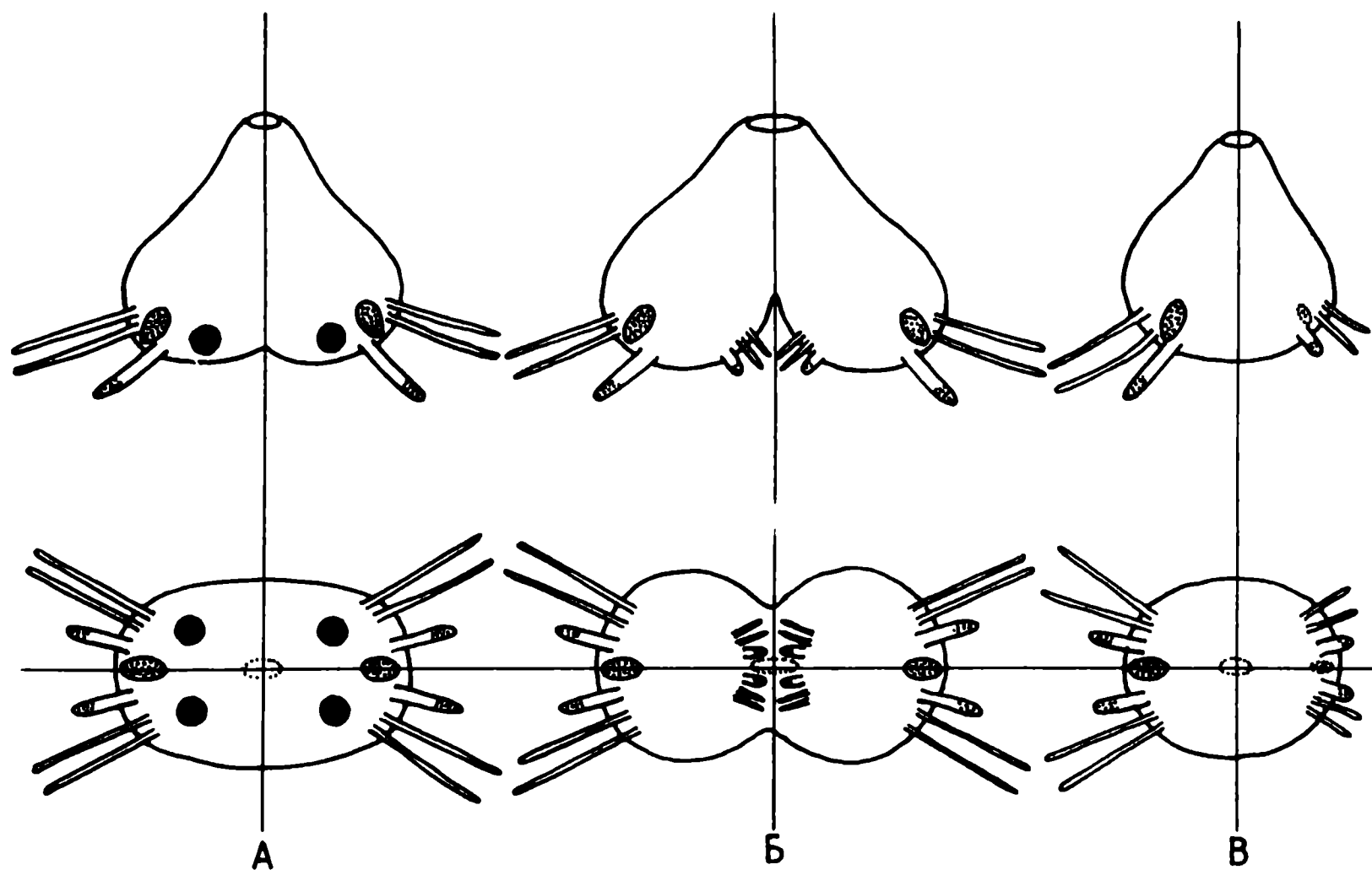


Рис. 1. Схема строения свободноживущих *Polypodium hydriforme* Ussov. Верхний ряд — вид с фронтальной стороны; нижний ряд — вид в плане. А — свободноживущая 12-щупальцевая форма с «женскими» (покрыты точками) и «мужскими» (сплошные черные) гонадами (рот на верхнем полюсе); Б — 12-щупальцевая форма в начале паратомии, В — полип вскоре после деления.

Животные не прикреплены к субстрату, ведут придонный образ жизни, передвигаясь с помощью опорных щупалец. В середине лета у них в гастродерме развиваются гонады. «Женские» гонады, которые, по-видимому, не функционируют, устроены очень сложно, имеют выводные протоки, открывающиеся в гастральную полость [40, 71]. Гонады другого типа, исходно мужские, дают необычные половые клетки — двуядерные прегаметы, соответствующие мейоцитам II порядка; полностью мейоз в них завершается только на паразитической фазе цикла [70, 71, 73].

Такой цикл развития можно оценивать по-разному. Мы придерживаемся точки зрения, впервые высказанной В. М. Шимкевичем [87] и поддержанной многими зарубежными учеными [153, 96, 102, 250], о сходстве цикла развития полиподия с таковыми у паразитических наркомедуз. В этом случае цикл *Polypodium* рассматривается как метагенез, при котором паразитическое поколение (инвертированный столон без щупалец и со щупальцами) чередуется со свободноживущим (12- и 24 щупальцевыми особями). При таком понимании цикла паразитический столон соответствует почкующейся актинуле (т. е. полипоидному поколению), а свободноживущие особи — медузам.

Безусловно, такое толкование цикла дискуссионно. Существуют и другие точки зрения, не рассматривающие паразитический столон полиподия как отдельное поколение, т. е. трактующие цикл не как метагенез [25, 76]

С оценкой цикла *Polypodium* тесно связан вопрос о его систематическом положении. Многие авторы, основываясь как раз на сходстве жизненного цикла *Polypodium* с циклом наркомедуз, включают его в отряд Trachylida [153, 96, 102, 250]

А. Н. Липин [40, 41] и Н. А. Ливанов [37] считают *Polypodium* потомком медуз отряда Coronatae, т. е. представителем класса Scyphozoa. Л. Н. Серавин [76] считает его отдельным отрядом в классе Hydrozoa и более сходным с представителями отряда Athecata.

Поскольку мы рассматриваем цикл *Polypodium* как метагенез, похожий на таковой у паразитических наркомедуз, то остановимся на чертах сходства и различия этих животных. Паразитизм у *Polypodium* еще более акцентирован, так как паразитической стадией оказывается не только личинка и ее производное — столон, но и все доличиночные эмбриональные стадии. Бросаются в глаза также и черты цитологического сходства, а именно ранняя дифференцировка клеток в развитии. У полиподия уже на стадии II мейотического деления дифференцируются ядра будущего яйца и направительного тельца — будущего фороцита и трофамниона [70, 71, 73]. У наркомедуз фороцитами становятся бластомеры: один у *Pegantha* [Bigelow, 1909, цит. по 153] или два у *Cunina*, которые затем служат своеобразной плацентой [90]. Дробление у *Polypodium* [73] и у наркомедуз [57, 90] идет через морулу, а гастрюляция у *Cunina* сходна с таковой у *Polypodium* и идет по типу морульной деляминации [90]. Кроме того, эти животные сходны по соотношению осей симметрии личинки и взрослой формы. Для наркомедуз характерно, что главная ось симметрии планулы не становится таковой у актины, а затем медузы; передний конец планулы не отвечает аборальному полюсу, а задний — оральному полюсу будущей медузы. Главной осью медузы становится поперечная ось планулы [18]. То же и у *Polypodium*: продольная ось почек на столоне (будущих свободноживущих особей) соответствует поперечной оси планулы. Та-

ким образом, способ почкования столона отвечает почкованию актинулы, но у полиподия к нему добавляется еще и продольное деление образующихся почек. Впоследствии каждая почка столон дает взрослую одиночную свободноживущую особь, аналогично тому, как каждая «вторичная» актинула наркомедуз дает взрослую медузу, превращаясь в нее целиком.

Свободноживущих полиподиев можно рассматривать и как полипов [39, 81, 76], и как медуз с редуцированным зонтиком и органами чувств [37, 40, 41, 153, 68, 250]. Медузы с редуцированным зонтиком описаны у аберрантных форм, живущих в псаммоне (*Halammohydra* и др.) [198, 231, 232], или же у глубоководных медуз, как *Tetraplatia* (отряд Pteromedusae) [194].

Щупальца у *Polypodium* расположены вблизи аборального конца тела, имеют сплошную энтодермальную ось и снабжены всего одним типом стрекательных капсул — атрихами изоризами. Так же устроены щупальца и книды наркомедуз, только у них описаны еще и апотрихи изоризы.

В целом цикл развития *Polypodium* сравним с таковым наркомедуз. Кроме того, совпадают оси симметрии, строение щупалец, их расположение, тип книд, приспособления к паразитизму. Таким образом, мнение Шимкевича [87] и других перечисленных выше авторов о принадлежности *Polypodium* к наркомедузам находит довольно веское подтверждение.

Однако имеются факты против отнесения *Polypodium* к наркомедузам. Отчасти это также и признаки, отличающие *Polypodium* не только от животных этого подотряда, но и ото всех гидроидных вообще. Это — двулучевая симметрия на всех постларвальных стадиях в сочетании с билатеральной (см. рис. 1), своеобразная паратомия, гастродермальное происхождение и сложная анатомия «женской» гонады, инверсия слоев клеток на большей части цикла, цитологические особенности гаметогенеза в половых железах обоего типа и ряд других цитологических признаков.

Поясним эти различия. Свободноживущие особи *Polypodium* имеют двулучевую симметрию (см. рис. 1), которая на время становится билатеральной, когда особь только что разделилась надвое и пока новые (дочерние) щупальца не доросли до размера прежних (материнских). Таким образом, у каждой особи полиподия щупальца с одной стороны тела старше, чем с другой, и в интервале между делениями животное оказывается в разной степени симметричным, точнее, билатерально-симметричным (рис. 1, В). «Женские» гонады также располагаются в соответствии с принципом двулучевой симметрии: одна плоскость симметрии проходит через них, а другая — между ними (рис. 1, А, Б). После деления у дочерних особей остается только одна «женская» гонада, лежащая в основании более длинных щупалец (рис. 1, В), т. е. по этому признаку животное становится билатерально-симметричным. Вторая гонада, в основании вновь образованных щупалец, уже никогда по размеру и развитию не

догоняет первую. Положение «мужских» гонад также подчиняется принципу двулучевой симметрии (рис. 1, А), а деления особей с «мужскими» гонадами обычно не бывает. Уникальный характер паратомии у *Polypodium* показан на схеме (рис. 1, Б) Ротовые конусы разделяются последними, рот не окружен щупальцами и соответствует месту отрыва почки от столона.

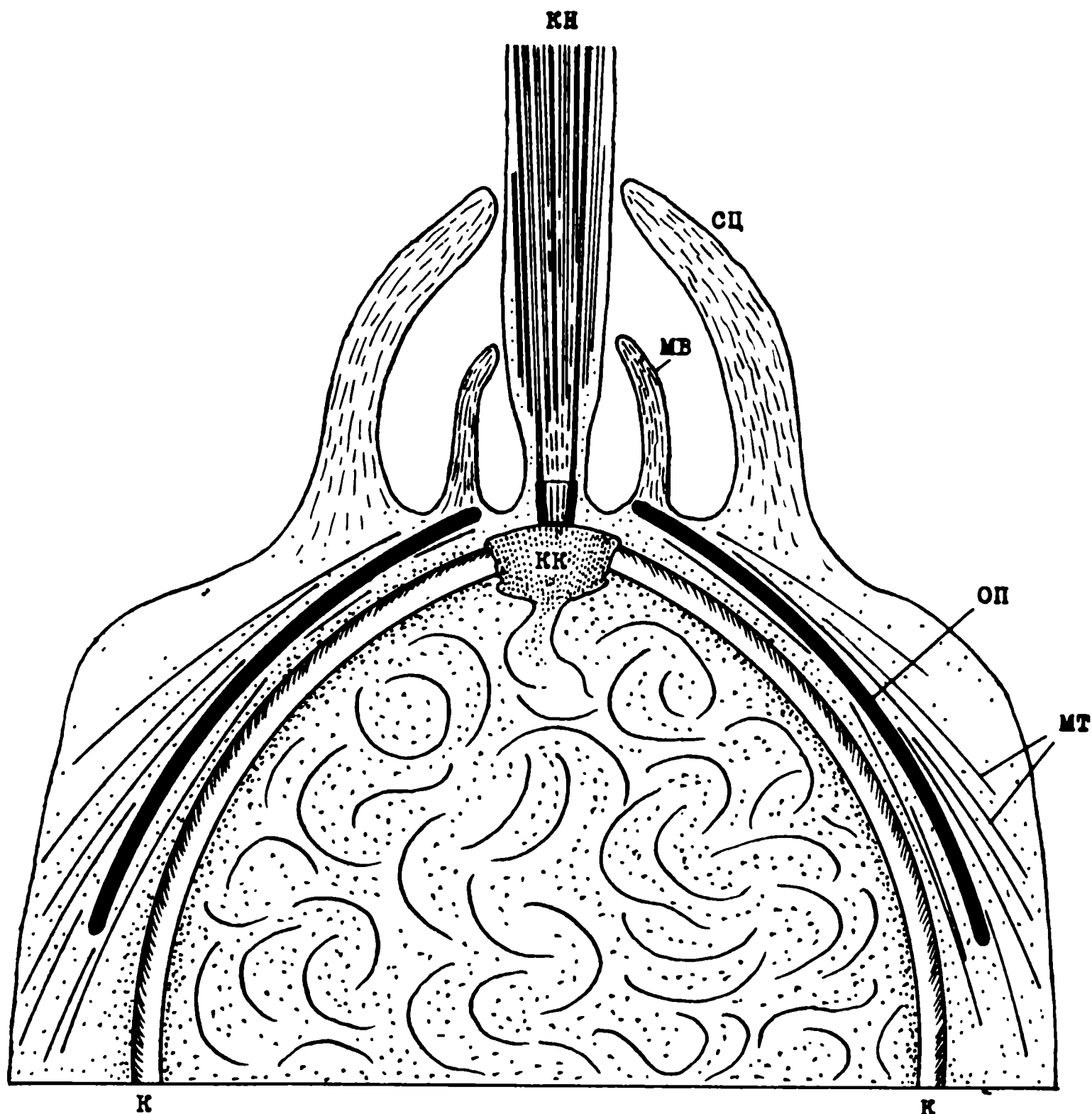


Рис. 2. Схема строения книдоцильного аппарата стрекательной капсулы полиподия

Книдоциль (кн) укреплен под крышечкой капсулы (кк), мв — микровиллы; мт — микротрубочки, оп — опорные палочки, к — стрекательная капсула, сц — стереоцилы

Кроме этого, *Polypodium* обладает рядом уникальных цитологических признаков. Это — раздельность эпителиальных и мускульных клеток. Частично такое же обособление миоцитов встречается у представителей класса Cnidozoa [250], у которых, однако, есть и эпителиально-мышечные клетки. Строение книдоцильного аппарата в стрекательных капсулах *Polypodium* пока что представляется нам уникальным: кинетосома книдоциля крепится непосредственно над крышечкой стрекательной капсулы (рис. 2),

и весь книдоциль не смещен эксцентрично от капсулы, как это свойственно книдам остальных книдарий. Аберрантный мейоз, длительная гаплофаза, наличие высокополиплоидных клеток, выполняющих трофическую функцию [71], функционирование гонады в качестве гаметофора, переориентация пола мужской гонады — также специфические признаки *Polypodium*, которые, по-видимому, возникли как приспособление к внутриклеточному паразитизму. Все перечисленные выше уникальные черты организации *Polypodium*, как адаптивные к паразитизму, так и необъяснимые с этих позиций (сложная анатомия «женской» половой системы, строение книдоциля, обособленность мускульных клеток), препятствуют его отнесению не только к отряду Trachylida, но и классу Scyphozoa вообще.

Вывод А. Н. Липина [40] о принадлежности *Polypodium* к классу Scyphozoa и о его родстве с медузами отряда Coronatae не подтверждается ни морфологическим и, ни цитологическими данными. Кроме того, сцифоидные — морские обитатели и не имеют склонности к паразитизму. Единственный признак, сближающий *Polypodium* с этими медузами — строение гастродермальных гонад по типу гастродермальной складки, но гонады у *Polypodium* устроены гораздо сложнее, чем у сцифоидных.

На основании собственных исследований цикла развития, морфологии и цитологии последовательных стадий его развития и анализа полученных данных мы пришли к выводу о том, что *Polypodium* заслуживает выделения его в новый класс Polypodiozoa, пока с одним представителем — *Polypodium hydriforme*.

КЛАСС POLYPODIOZOA

Д и а г н о з. Одиночные, полупаразитические книдарии, обитающие в пресных водах. Свободноживущая стадия — придонные малоподвижные животные медузоидного происхождения, с редуцированным зонтиком, передвигающиеся по дну с помощью щупалец. Количество щупалец кратно 6. Щупальца имеют гастродермальную ось. Мускульные клетки отделены от эпителиальных. Эпидермальные клетки лишены жгутиков. Стрекательные капсулы — атрихи изоризы снабжены книдоцилем, укрепленным над крышечкой капсулы. Животные размножаются продольным делением, начинающимся с аборального полюса. Нервная система диффузная. Гонады двух типов, гастродермальные. Животные раздельнополы, но могут временно быть гермафродитами (протерогинический гермафродитизм). Гонады одного типа — «женские» — имеют выводные протоки, но не дают зрелых половых продуктов. Гонады второго типа (исходно мужские) продуцируют одновременно большое количество двудерных клеток (прегамет), которые остаются в гонаде и выводятся из тела животного вместе с гонадой, целиком превращающейся в гаметофор.

Гаметофоры прикрепляются к субстрату с помощью стрекательных капсул. Дальнейшее развитие проходит внутри ооцитов осетровых. Эмбриональное развитие и формирование личинки и столона длится несколько лет. Эмбриогенез и все дальнейшие стадии развития согласованы с ходом нормального оогенеза осетровых. Во время эмбрионального развития образуется морула, гаструляция проходит по типу морульной деляминации. Планула и столон инвертированы. Питание на паразитической фазе осуществляется с помощью высокополиплоидной клетки — трофанниона — гомолога II направительного тельца. Столон размножается вегетативно, образуя почки (зачатки будущих свободноживущих особей) со щупальцами, лежащими внутри почек. Почки на столоне делятся продольно, так что из одной планулообразной личинки внутри одного ооцита в итоге образуется около 40—90 почек, в зависимости от размера зараженного ооцита. Перед нерестом рыбы столон с почками выворачивается внутри икринки эпидермой наружу и выметывается вместе со здоровой икрой. В воде каждая почка становится отдельной свободноживущей особью с 1—24 щупальцами.

По-видимому, *Polypodiozoa* имеют общего предка с *Hydrozoa*, который был близок к наркомедузам, так как черты сходства с последними у *Polypodium*, как было показано, весьма велики. По мнению Ж. Буйо [103] Наркомедузы — одно из наиболее примитивных семейств в классе *Hydrozoa*.

Эволюция *Polypodium* шла, по-видимому, по пути адаптации ко внутриклеточному паразитизму в яйцах осетровых и привела к упрощению его некогда сложной организации. Желателен видовой анализ полиподиев из разных хозяев и географических зон. Возможно, что такой анализ позволит выявить новые виды *Polypodium* и внести новые данные для уточнения положения этого животного в системе.

ON THE SYSTEMATIC POSITION OF POLYPODIUM HYDRIFORME USSOV, 1885

E. V. Raikova

Institute of Cytology Ac. Sci. USSR, Leningrad

Life cycle of *Polypodium hydriforme* is considered as metagenesis like that of the Narcomedusae one. Anatomical and cytomorphological characters of these groups of animals are compared. However, the unique organization of *Polypodium* (complex female gonads with gonoducts, separate epithelial and muscle cells, inversion of germ layers during the period of parasitic life, aberrant meiosis, position of cnidocil above operculum of cnidae, adaptation to intracellular parasitism) brings us to consider it as a representative of a new class of Cnidaria — *Polypodiozoa*.

АЛЬТЕРНАТИВНЫЕ ПУТИ РАЗВИТИЯ НА РАННИХ ЭТАПАХ ЭМБРИОГЕНЕЗА У НЕКОТОРЫХ КИШЕЧНОПОЛОСТНЫХ

Л. Н. Серавин

Ленинградский государственный университет

В. Н. Мещеряков и Л. В. Белоусов [58] показали, что в процессе эмбриогенеза у развивающегося организма есть периоды неустойчивого состояния. Если в такой период ослабить факторы или процессы, определяющие развитие животного, «то наблюдается аномальное увеличение путей развития в популяции зародышей или разнообразия состояний однородных элементов в каждом зародыше» (стр. 38). Таким образом, уже чисто теоретически следует ожидать, что у кишечнополостных, разные виды которых имеют большое разнообразие типов дробления и форм гастрюляции, будут наблюдаться серьезные индивидуальные вариации эмбрионального развития. Иными словами, в пределах одного вида у них могут существовать альтернативные пути развития, в особенности у таких организмов как колониальный гидрополип *Obelia loveni* или сцифомедуза *Aurelia aurita*, которые имеют широкое географическое распространение, т. е. обитают при самых разных условиях температуры, солености и т. д. Впрочем, сведений о подобных альтернативных путях в литературе имеется не так уж и много. Это, по нашему мнению, определяется тем, что обычно исследователи из совокупности имеющегося материала невольно выбирают те случаи, которые повторяются наиболее часто или соответствуют их теоретическим воззрениям, остальные же игнорируются как атипичные.

Вульперт [259] установил, что у *Obelia (Gonothyrea) loveni*, обитающей в Балтийском море, наблюдаются два типа дробления: один — радиальный — приводит к образованию целобластулы, а другой — анархический — псевдоморулы. При изучении эмбриогенеза беломорских представителей этого вида гидростомид А. Э. Дементьев и Ю. С. Миничев [16] обнаружили 5 типов дробления яиц: радиальный, псевдоспиральный, синцитиальный, анархический и неравномерно-асинхронный. Однако во всех случаях формировались нормальные планулы. Авторы специально подчеркивают, что такое разнообразие форм дробления может наблюдаться у яиц, продуцируемых гонофорами как в колониях, обитающих на разных участках литорали, так и в пределах одной колонии. У балтийской формы обелии преобладающим является радиальный тип дробления, у беломорской наиболее часто встречается псевдоспиральный.

Для колоннального гидроида *Dynamena pumila* наиболее характерно хаотическое дробление яиц. Однако в ряде случаев оно становится практически радиальным, а в других приближается к спиральному [74]. В результате образуется пребластула, целобластула или синцитиальная морула. Несмотря на существование трех различных путей развития, в конечном итоге формируется свойственная для этого вида гидроидов планула.

И. И. Мечников [57] обнаружил, что у *Solmaris (Polyxenia) leucostyla* резко выражена индивидуальная изменчивость при дроблении яиц — от радиального до неравномерно-асинхронного, что является нормой для данного вида. Гиде [152] установила существование индивидуальных вариаций в самом начале развития яиц сцифоидной медузы *Aurelia aurita (f. marginalis)*. Их дробление может быть равномерным, но чаще всего первая же борозда приводит к образованию бластомеров неравных размеров. Нередко после третьего деления один из полюсов зародыша состоит из мелких, а другой — из крупных клеток. Иногда дробление осуществляется асинхронно и появляются 7- или 9-клеточные зародыши. На личиночной стадии строение эмбрионов унифицируется. Нечто подобное наблюдается и у других сцифоидных медуз [236, 23, 24], а также у кораллов [254, 217, 197, 42, 257].

Индивидуальные вариации процесса гастрюляции изучены слабее, однако они весьма характерны для некоторых видов. В тех случаях, когда у *Dynamena pumila* в результате дробления яиц образуются пребластула или целобластула, гастрюляция происходит путем мультиполярной иммиграции в сочетании с деляминацией [74]. Иное наблюдается, если в ходе осуществления первых этапов эмбриогенеза образуется псевдоморула: ее клетки сливаются, и в дальнейшем формируется симпластическая паренхимула. Типичной гастрюляции не происходит. Она, по-видимому, заменяется перемещением ядер в симпласте, составляющем тело личинки.

По И. И. Мечникову [57] при разных формах дробления яиц у *Solmaris leucostyla* образуется морула. Ее дальнейшее развитие связано либо с деляминацией, либо с эпиболлей.

Разные авторы описывают неодинаковые способы гастрюляции у *Aurelia aurita*. Одни исследователи наблюдали типичную инвагинацию [30, 143, 221, 150]. Другие отмечают, что гастрюляция у этой сцифомедузы происходит путем униполярной иммиграции или имеет характер плотного вставания клеток бластодермы [118, 119, 136]. По данным Гиде [152] у *Aurelia aurita (flavidula)* гастрюляция развивающихся яиц, взятых от медуз, которые были выловлены в удаленных друг от друга местах, протекает неодинаково: в одних случаях наблюдалась инвагинация (но с предварительной иммиграцией небольшого числа клеток в бластоцель), в других — мультиполярная иммиграция, сопровождающаяся деляминацией. У беломорской *A. aurita* подобного рода разнообра-

зие способов гастрюляции может наблюдаться у развивающихся яиц, взятых у одной особи медузы, в одной и той же пробе [75]. Одинаково часто встречаются как инвагинация, так и униполярная иммиграция, однако нередки и промежуточные формы между ними. Начавшееся инвагинационное впячивание стенки бластулы может перестать увеличиваться в размерах, и в том месте возникает иммиграция клеток, которые быстро заполняют весь бластоцель; образования архентерона не происходит. Напротив, на участке, где уже началось выселение клеток внутрь бластулы, может вдруг возникнуть инвагинационный процесс. Однако во всех случаях, когда инвагинация («чистая» или смешанная) заканчивается, бластопор закрывается, первичная кишка распадается и ее клетки полностью заполняют бластоцель. Однако каков бы ни был способ гастрюляции, формируется планула, после оседания дающая нормальную сцифистому.

Для *Cyanea capillata*, как и для *Aurelia aurita*, разные авторы описывают различные способы образования зародышевых листков — униполярную или мультиполярную иммиграцию, полное врастание, инвагинацию, сочетающуюся с иммиграцией и «чистой» инвагинацией [180, 152, 147, 96].

У актинии *Tealia crassicornis* [225] гастрюляция осуществляется либо инвагинацией, либо комбинацией эпигонии с мультиполярной иммиграцией.

Некоторые исследователи полагают, что существование у одного и того же вида кишечнополостных нескольких форм гастрюляции объясняется тем, что материал для наблюдения брали от особей из разных мест обитания, то есть при условиях разной солености, температуры и т. д. Безусловно, внешние факторы влияют на эмбриогенез кишечнополостных. Возможно, что в некоторых случаях они изменяют характер дробления или гастрюляции. Однако несомненно и другое — у некоторых видов существует не один, а несколько путей развития. В пользу этого свидетельствует то, что это разнообразие обнаруживается у развивающихся яиц, взятых от одной и той же колонии *Obelia loveni* [16], или у яиц одной и той же особи *Aurelia aurita* [75]. Косвенным аргументом является и тот факт, что при всех массовых вариациях ранних стадий эмбриогенеза в конечном итоге образуются нормальные, способные к метаморфозу личинки.

Мы полагаем, что тщательные исследования покажут в будущем, что альтернативные пути развития на ранних стадиях эмбриогенеза в той или иной мере присущи более широкому кругу видов животных, чем это известно сейчас. По-видимому, существование таких путей — нормальное для индивидуального развития явление, которое характерно не только для кишечнополостных.

THE ALTERNATIVE WAYS OF DEVELOPMENT OF SOME COELENTERATES AT THE EARLY STAGES OF EMBRIOGENESIS

L. N. Seravin

Leningrad State University

The present review on literature data showed, that in some Hydrozoa, Scyphozoa and Anthozoa the segmentation of the eggs occurs not by one way, but by some alternative ones in the same species. The gastrulation process may take place in some organisms by alternative ways too. However, the normal larvae, which are capable of metamorphosis are formed in each case. It is supposed, that the existence of alternative ways of individual development is the usual phenomenon for Cnidaria, and the future investigations will have to support it.

К СОЗДАНИЮ СТРУКТУРНОЙ КЛАССИФИКАЦИИ СКЛЕРИТОВ ОСТОКОРАЛЛИА (CNIDARIA, ANTHOZOA)

Н. В. Слепкова

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

Признаки, характеризующие склериты, широко используются в систематике Octocorallia. Сложившаяся к настоящему времени терминология, обобщенная в словаре морфологических терминов, используемых у Octocorallia [154], дает общее представление о форме склеритов. Используются термины «скобка», «веретено», «дисконосное веретено», «палочка», «дубинка», «ладья» и т. п. Эта терминология, на наш взгляд, имеет тот недостаток, что она, как правило, не отражает морфологической преемственности между склеритами. Вместе с тем, разнообразие формы склеритов не безгранично, в нем можно подметить некоторые закономерности. Отчасти это уже было сделано, например, для описания увеличения числа отростков при росте в длину некоторых типов склеритов [159]. Классификация (и терминология), основанная на структурном анализе формы склерита, поможет, как нам кажется, избежать указанных выше недостатков. Не претендуя на завершенность, настоящая работа является попыткой заложить основы такого подхода.

Необходимость классификации, позволяющей четко фиксировать сходство и различие между склеритами, диктуется как задачами изучения систематики и эволюции Octocorallia, так и задачей выделения экологической составляющей в таком таксономически важном комплексе признаков, как особенности склеритов. Выяснение размаха и характера варьирования этих признаков становится особенно актуальным в свете появляющихся данных о воздействии условий обитания колоний на особенности строения склеритов [93, 158]

МЕТОДИКА

Методический подход, который мы предлагаем использовать для создания классификации склеритов, разрабатывается в публикациях по мерономии [63, 53, 52]. Под мерономией понимается часть общего учения о разнообразии организмов, ответственная за расчленение организма на мероны, за классификацию этих частей — гомологизацию [52]. Мерономия систематизирует данные, используемые для таксономических построений, дает возможность охарактеризовать так называемый архетип таксона (в нашем случае — для классификации склеритов). Под архетипом понимается «некоторая структура, которую можно обнаружить во всех объектах соответствующего таксона» и только в них [63]. Каждый мерон может находиться в разных состояниях (пример разных состояний мерона — «конечность» у позвоночных: лапа, лапа, крыло, плавник и т. п.). Чтобы охарактеризовать архетип таксона, необходимо назвать составляющие его мероны с указанием их состояния (модальности).

Что касается способов выделения меронов, то в принципе они могут быть любыми. От способа выделения меронов, однако, в значительной степени будет зависеть содержательность классификации. Поскольку мерономический подход требует рассмотрения классифицируемых объектов (в нашем случае — склеритов) как образований, которым присуща некоторая структура (архетип), для поиска меронов можно воспользоваться системно-структурным подходом. Методические основы этого подхода хорошо известны [80] и с успехом применялись для решения классификационных задач в самых различных областях знаний, в том числе и для анализа морфологии табулятоморфных кораллов [66]. В указанной работе Б. В. Преображенского приводятся все необходимые определения. Под элементом мы, вслед за ним, будем понимать «относительно неделимую наименьшую часть системы, которая многократными повторениями внутри структуры в соответствии с определенной закономерностью составляет закон комбинирования, создает целостную структуру».

Алгоритмы построения систем по известным элементам достаточно сложны [80], поэтому в дальнейшем мы ограничимся лишь несколькими наглядными примерами, иллюстрирующими принцип построения системы возможных и существующих склеритов по выделенным нами элементам.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Начнем с системно-структурного анализа формы склеритов. Многократно повторяющимися элементами в структуре склерита, на наш взгляд, являясь точки роста (первичная, или центр роста склерита, вторичные и т. д.) и лучи роста (первичные, или радиусы роста, вторичные и т. д.). Более сложными производными элементами структуры будут линии и поверхности роста. На рис. 1, (вклейка) приведены некоторые примеры из системы

склеритов, обладающих центром роста и варьирующим по числу и взаимному расположению количеством радиусов роста. Эта система охватывает многочисленные теоретически возможные и, на наш взгляд, все существующие формы склеритов, а радиус роста представляет собой, соответственно, важнейший элемент структуры склерита.

Точками роста второго порядка мы обозначаем такие точки, которые располагаются на радиусах роста. От точек роста 2-го порядка отходят лучи роста 2-го порядка и т. д. Для построения системы склеритов, обладающих этими элементами структуры, мы должны будем, как и в предыдущем случае, перебрать все возможные варианты числа и взаимного расположения отростков. На рис. 2, (вклейка) показаны некоторые возможные и существующие варианты склеритов с точками и лучами роста 2-го порядка. Приведены склериты, имеющие два противоположно направленных луча роста; подобные построения можно осуществить в принципе для любых склеритов из указанных на рис. 1. Варьируя взаимное расположение точек роста, мы получим мутовчатые и немувчатые склериты. Сгруппированные в одну линию или по определенному участку поверхности склерита, точки роста дадут, соответственно, линию или поверхность роста.

Переходя от системно-структурных представлений к мерономическим, мы предлагаем различать в составе склерита следующие части, или мероны: радиусы (элементы — радиус роста и центр роста), отростки (элементы — луч роста и точка роста 2-го порядка), спайки (элемент — линия роста) и заливки (элемент — поверхность роста).

Каждый из указанных меронов может находиться в разных состояниях, быть представлен несколькими модальностями. Рассмотрим некоторые из них. Радиус, на наш взгляд, может иметь следующие состояния: быть равно- или разновеликим по сравнению с другими радиусами того же склерита, прямым или изогнутым, ветвящимся и неветвящимся (рис. 3, вклейка). Возможно, видимо, и нулевое состояние, т. е. редукция радиуса.

Что касается отростков (рис. 4, вклейка), то они также могут быть равно- и разновеликими по сравнению с другими отростками того же склерита. Разновеликость может быть следствием редукции или, наоборот, гипертрофии (пламенения) отростка. Пламенение отростков может быть точечным или захватывать целый ряд близко расположенных отростков (апикальное пламенение, латеральное пламенение)

Спайки представляют собой перемычки между отростками и могут располагаться вдоль, поперек и под углом к оси склерита. Они могут быть частичными, т. е. захватывать не всю длину отростков, или полными, если концы отростков уже не просматриваются (рис. 5, вклейка)

Заливка, представляющая собой заполнение пространств между отростками, может быть тотальной, когда утолщение идет

по всей поверхности склерита, и локальной (апикальной, би-апикальной, латеральной). Так же, как и спайки, заливки могут быть полными и частичными. Примеры заливок приведены на рис. 6, *вклейка*.

Перейдем теперь от мерономических построений собственно к классификации. По числу и взаимному расположению радиусов все склериты можно разделить на следующие основные группы: бирадиатные, трирадиатные, тетрарадиатные, полирадиатные плоские и объемные, мультирадиатные плоские. Каждая из этих групп может быть в свою очередь охарактеризована с точки зрения наличия, количества и взаимного расположения отростков. Так, бирадиатные склериты могут быть неотростчатymi, мутовчатыми, нестабильно-мутовчатыми и немувовчатыми. Мувовчатые бирадиатные склериты включают в себя трехотростчатые (по 3 отростка в мутовке) и многоотростчатые. Эти группы далее можно подразделять в соответствии с состояниями указанных меронов и наличием таких дополнительных меронов, как заливки и спайки.

Нетрудно заметить, что обсуждаемые мероны неравнозначны по своей важности для классификации склеритов и образуют некую иерархию от радиусов и отростков к спайкам и заливкам. Деление по одним приводит к образованию более крупных групп, по другим — более мелких. Эта иерархия отчасти помогает также высказывать предположения о вероятной примитивности или продвинутости того или иного типа склеритов. На наш взгляд, равномерно-отростчатые склериты, не имеющие спаек и заливок — более примитивны, чем имеющие их. Такие склериты широко представлены у всех отрядов *Octocorallia* и, в частности, у таких как *Stolonifera*. Выбрать в пользу продвинутости или примитивности между би- и полирадиатными склеритами трудно: и те, и другие представлены у такого примитивного отряда как *Stolonifera*. Примитивность первых, однако, несколько более вероятна. В эволюции склеритов несомненно большую роль играют процессы полимеризации и олигомеризации. Из мутовчатых и немувовчатых склеритов, возможно, более примитивными окажутся последние. Именно они в основном представлены у *Stolonifera*. Подобный тип склеритов вообще наиболее широко распространен в отрядах *Octocorallia*, но наряду с ним у более продвинутых отрядов *Alcyonacea* и *Gorgonacea* имеются мутовчатые склериты, причем как трехотростчатые, так и многоотростчатые. Широкое распространение немувовчатых склеритов может, впрочем, свидетельствовать и об их вторичности. В решении вопроса о примитивности или продвинутости склеритов, лишенных отростков, можно, на наш взгляд, опереться на характер их расположения в колонии. Залегание в эпидерме или в непосредственной близости от нее будет указывать на первичность отсутствия отростков

* Пример — склериты *Lithotelesto micropora* из *Helioporacea*.

(возможно, некоторые *Stolonifera*, *Xeniidae*); залегание в мезоглее или в медуле колонии — на вторичность. Редукцией также можно считать отсутствие отростков на части поверхности склерита. Более продвинутыми по сравнению с равноотростчатыми склеритами представляются нам склериты с пламенистыми отростками, а также со спайками и заливками. Пламенение склеритов встречается у ахцонарий и чаще у горгонарий, спайки, кроме того, — у пеннатулярий (трехгранные склериты). Наконец, заливки (апикальные, по крайней мере) обнаруживаются исключительно у горгонарий.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изложенная нами классификация склеритов носит предварительный характер и нуждается в дальнейшей разработке. Особенно это касается номенклатурного вопроса. Возможно, та терминология, которая сложилась, может быть в значительной своей части сохранена, но наполнена несколько иным содержанием. Детальное сравнение склеритов, возможно, увеличит список выделенных нами меронов и их модальностей.

TO THE STRUCTURAL CLASSIFICATION OF THE SCLERITS OF OCTOCORALS (CNIDARIA: ANTHOZOA)

N. V. Slepikova

Zoological Institute Ac. Sci, USSR, Leningrad

It is suggested to use the meronomy principles for the classification to the sclerits of Octocorallia. Merons are distinguished by means of system-structural analysis. It is proposed to consider the points and the rays of growth of the 1,2 and other orders as the main structural elements of sclerits and the lines and the surfaces of growth are their derivatives. Figures 1,2 show the principles of construction of sclerits system with the center and radii of growth and system of biradial sclerits with the points and rays of growth of the 2-nd order. Basing on the above mentioned elements the following merons are distinguished: radii, branches, commissures and primings. For the main modalities of these merons see figures 3—6. A new variant of classification is proposed and some suppositions concerning primitivity and advancement of some sclerits.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ CNIDARIA И ВОЗМОЖНЫЙ ПУТЬ ЭВОЛЮЦИИ HYDROZOA

С. Д. Степаньянц

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

Проблема происхождения Cnidaria обсуждается исследователями на протяжении более 130 лет. Она имеет несколько аспектов: 1) какими были самые древние кишечнополостные, 2) какое

поколение книдарий — полипоидное или медузоидное — было первичным, 3) какие из современных книдарий ближе всего к предковым формам.

Вопрос о древнейших книдариях решается на базе представлений о том, какими были первые многоклеточные животные. Широко известна гипотеза Гастреи Геккеля [142], который производил всех современных Metazoa от плавающей полый флагеллятной колонии типа вольвоксов — бластем, давшей путем инвагинации гастрею — гипотетическую предковую форму Cnidaria. И. И. Мечников [56, 57] полагал, что предком Cnidaria была некая флагеллятная паренхимелла или фагоцителла, возникшая как двуслойный организм путем иммиграции клеток. Много позже к теории Фагоцителлы Мечникова присоединилась Хаймэн [153], назвав анцестральную форму Cnidaria стереогаструлой.

Известны и другие теории: теория Билатерогастреи Иегерстена [155, 156], выводившего предковую книдарию как некий билатеро-симметричный организм из гастреи, перешедшей от плавающего к ползающему образу жизни; Турбеллярная теория Хаджи [140, 141], производившего книдарий от предка, близкого к ресничным червям и др.

Детальный анализ всех названных и многих других теорий был сделан А. В. Ивановым [22]

Большинство исследователей, занимающихся умозрительными поисками гипотетического предка Cnidaria, так или иначе сходятся во мнении, что таковым мог быть пелагический (или бенто-пелагический) организм, покрытый ресничками, имевший округлую или уплощенно-округлую форму, центрально расположенный рот и разбросанные по всей поверхности нематоциты.

Хаймэн [153], а вслед за ней и крупнейший специалист по Cnidaria Рис [196] предположили, что базовая книдария должна была приобрести 4-лучевую симметрию, выраженную в возникновении 4 полых щупалец (органов защиты, нападения и движения) и квадратного в сечении желудка.

Почему именно 4 щупальца могла иметь протокнидария? Рис не дает этому четкого обоснования. Однако, разделяя точку зрения Риса, картину можно представить следующим образом. Согласно Принципу симметрии П. Кюри [86], симметрия организма должна соответствовать симметрии порождающей его среды. Симметрия предка Metazoa, плавающего во взвешенном состоянии в однородной среде (первоначально без активного целенаправленного движения), должна была подчиняться шаровой симметрии среды, т. е. иметь вращательную симметрию ($L_{\infty} \propto P$) [86]. Переход предковой формы Cnidaria к активному плаванию в любом направлении сопровождался развитием радиально-лучевой симметрии. Простейшим вариантом приобретения радиально-лучевой симметрии могло быть возникновение, помимо основной орально-аборальной оси, еще как минимум одной или двух осей, проходящих через 2 или 4 щупальца ($L_2 2P$, $L_4 4P$). Эти

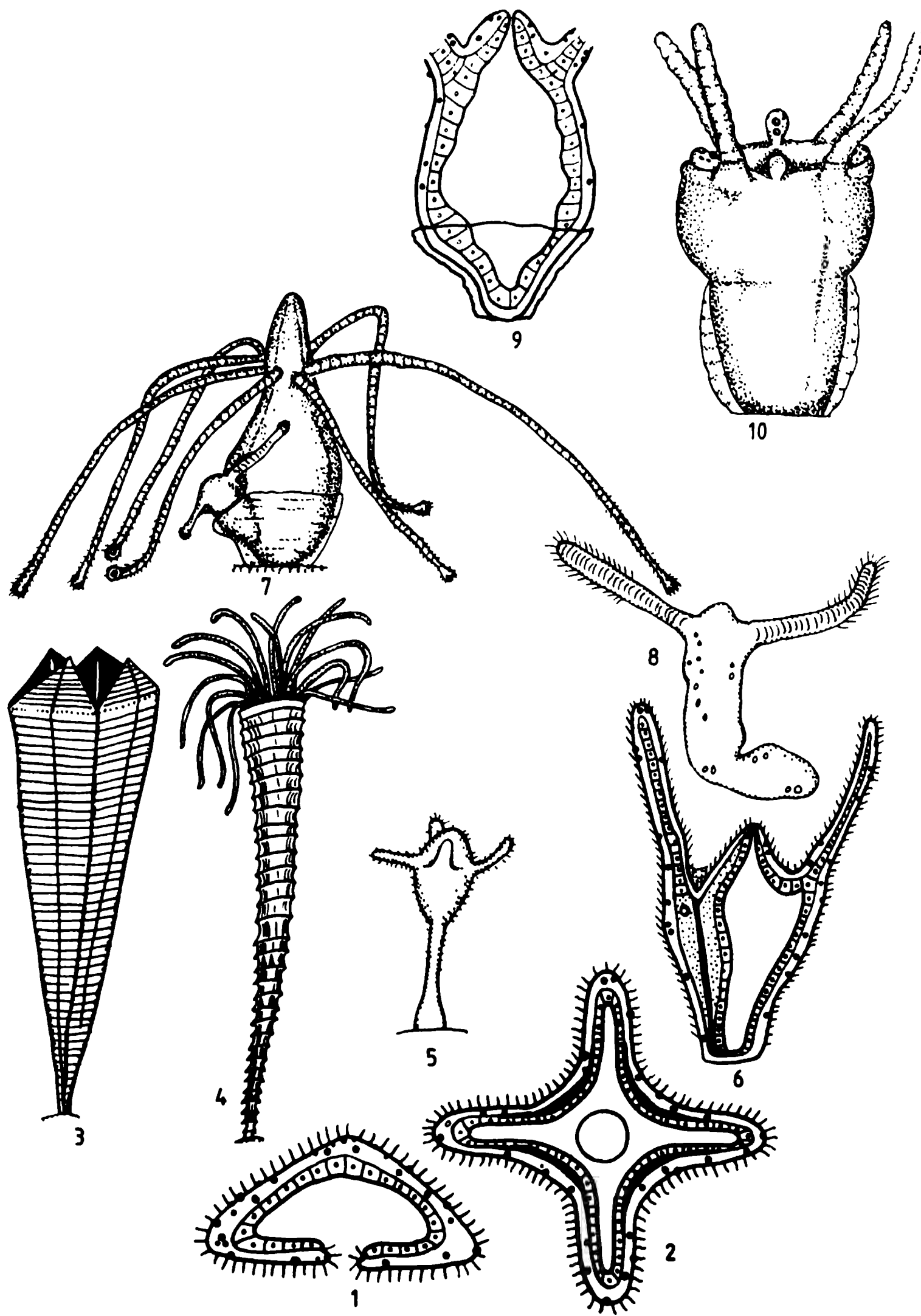


Рис. 1. Гипотетические, предковые и современные полипы книдарий (Scyphozoa и Hydrozoa)

1 — гипотетическая предковая форма Cnidaria (изменено по Рису [196]); 2 — протоактинула (изменено по Рису [196]); 3 — схематизированное изображение Copulata; 4 — схематизированное изображение Stephanoscyphus; 5 — сцифистома Rhizostomeae; 6 — схема продольного разреза через сцифистому Aurelia aurita (изменено по Вернеру [250]); 7 — полип Tripedalia cystophora (изменено по Вернеру [248]); 8 — полип Charibdaea rastoni; 9 — схема продольного разреза через полип Tripedalia cystophora [250]; 10 — начальный этап метаморфоза полипа Tripedalia cystophora в медузу [249]

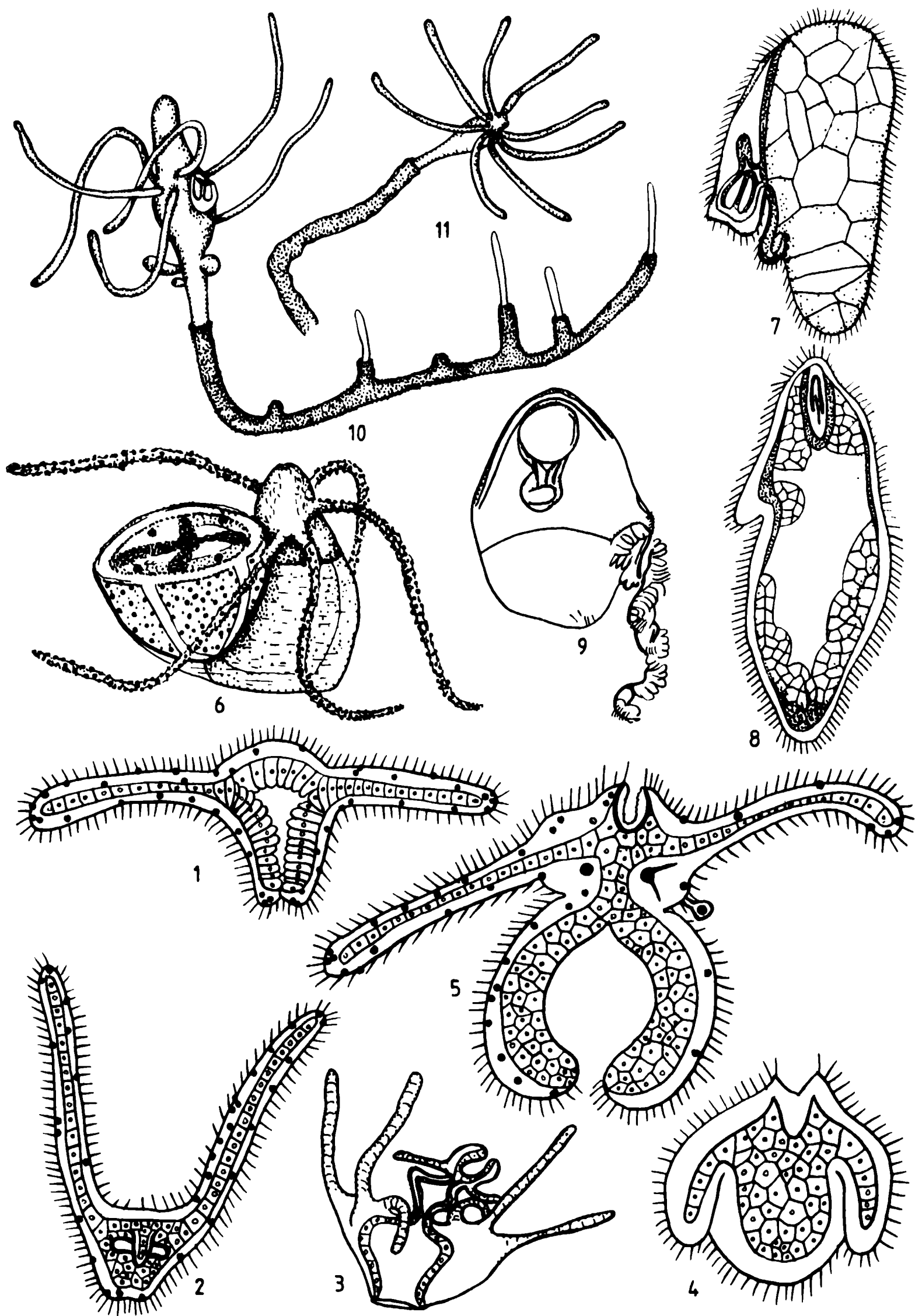


Рис. 2. Полипообразные личинки и взрослые полипы различных Hydrozo

1 — актинолоподобный двушупальцевый полип *Solmundella bitentaculata* (Trachylida), 2 — актинолоподобный полип *Solmaris leucostyla* с зачатками 3-го и 4-го шупалец [56] 3 — актинолоподобная личинка *Pegantha rubigenosa* (Trachylida) с аборально почкующимися дочерними актинулами [56] 4, 5 — *Halammohydra schulzei* (4 — актинула, 5 — халындрула) [233] 6 — полип *Gonionemus vertens* с латерально почкующейся медузой [250] 7—9 — актинолоподобные личинки сифонофор: каликонула *Sulculeolaria quadridentata* (7), сифонула *Stephanomia bijuga* (8), физонула *Physalia physalis* (9) [56, 239], 10 — полип *Moerisia*; 11 — полип *Melicertum*

вторичные оси могли возникнуть одновременно или последовательно друг за другом: сначала появились два, а вскоре еще два щупальца. Такую картину можно видеть в онтогенезе некоторых Trachylida: у ранних актинул *Solmaris leucostyla* (наркомедуза) и *Aglaura hemistoma* (трахимедуза) [56] и др. (Рис. 2, 1, 2).

О том, что у полипа одновременно появляется не менее двух щупалец и, соответственно, двух антимер, после чего пара повторяется ($2 \times n$) говорят наблюдения К. С. Мережковского: «оно (число щупалец) будет четное и все эти щупальца располагаются правильно вокруг главной оси, причем каждая пара противоположных щупалец образует одну вторичную ось. И этот закон в гидроидах замечательно постоянен» [55, с. 63]. На это же указывает развитие ранних стадий кубополипов. Что касается 4-лучевой симметрии, то она четко прослеживается не только в устройстве сцифо-, кубо- и гидромедуз, но также в морфологии сцифополипов и ранних стадий развития многих гидрополипов. На исходность 4-лучевой симметрии указывают и ранние стадии дробления яиц книдарий: чаще всего за первыми 2 бластомерами возникает стадия 4 бластомеров, а затем число бластомеров удваивается.

Итак, вслед за возникновением у предковой формы 4 щупалец, вероятней всего, нематоциты стали концентрироваться именно на них и вокруг рта. Из недифференцированных клеток, возможно, между кино- и фагоцитобластом протокнидарии начали формироваться половые клетки, и, таким образом, она приобрела способность к половому размножению. Рис назвал такой организм протоактинулой и справедливо предположил, что именно протоактинула могла стать исходной формой всех ныне известных классов Cnidaria (рис. 1, 1, 2).

Признание у предковой формы радиальной симметрии позволило сторонникам классического представления рассматривать направление эволюции Cnidaria по схеме: Hydrozoa → Scyphozoa → Anthozoa. Однако идея исходности симметрии L_4P наводит на мысль о возможности иной интерпретации филогенеза. Но об этом несколько позже.

Представления о дальнейшей эволюции протокнидарии развивались в двух направлениях и базировались либо на идее сохранения ею подвижного образа жизни, либо на мнении о переходе ее к седентарности.

Многие специалисты, начиная с Клауса [117], считали, что протокнидария с самого начала имела медузоподобный тип организации, и ее дальнейшая эволюция шла в направлении развития толстого слоя мезоглеи, радиальных каналов, органов чувств в виде статоцистов, т. е. комплекса признаков, связанных с жизнью в планктоне. Такой же точки зрения придерживались и Хаймэн, и Рис (последний — в первую половину своей деятельности). Как мы уже видели, позже Рис отошел от идеи первичности медузы и присоединился к сторонникам ее модификации [105,

107] — «теории Актинулы», согласно которой первичной считается не медуза, а все же организм, находящийся на уровне полипоидной организации.

Сторонники первичности медузоидного типа строения, рассматривая полипа только как личинку дефинитивной медузы, полагают, что такая личинка могла прикрепиться к донному субстрату и превратиться в сидячего полипа, приобретшего далее способность к почкованию, т. е. образованию себе подобных полипов. Последующая эволюция шла по линии совершенствования и усложнения полипоидного и медузоидного поколений. Сложилось мнение, что эволюция полипов и медуз могла идти независимо и неравномерно (из-за различных условий обитания), что одними исследователями названо «мозаичной эволюцией» [195, 196], а другими — «несогласованностью эволюции» [61]

Другая точка зрения, выдвинутая Лейкартом [165] и развиваемая многими последующими исследователями [135, 151, 160, 241], основана на идее первичности полипоидного поколения. Согласно этой гипотезе одиночный полип, перешедший к седентарному образу жизни, приобрел способность к почкованию, что со временем привело к образованию колоний. Иногда эту теорию называют «теорией разделения труда», потому что некоторые из выпочковывающихся полипов, будучи фертильными, стали отрываться, вести свободноподвижный образ жизни и превратились в медуз, взявших на себя функции полового размножения. Хексли [151] вообще рассматривал медуз только как генеративные органы колоний. Как считал Гроббен [139], такие фертильные медузы могли, еще не оторвавшись, дегенерировать в разной степени, дав половые зооиды (почти органы) от «умедузоидов до споросаков. Эти типы медузоидной организации можно видеть в колониях многих современных *Athecata* и *Thecaphora*, а в крайнем выражении редукции — у *Hydrida*. Напротив, медуза могла стать доминирующим способом существования, что наблюдается, например, у *Trachylida*.

В настоящее время идеи первичности полипоидного поколения придерживается большинство исследователей, в том числе такие известные отечественные зоологи как В. А. Догель [18], В. Н. Беклемишев [3], Н. А. Ливанов [38], Д. В. Наумов [61], А. В. Иванов [22] и др. Следует подчеркнуть — большинство из них полагает, что предками книдарий (во всяком случае *Hydrozoa*) были сидячие полипы.

В пользу первичности полипоидного поколения В. А. Догель, В. Н. Беклемишев и Д. В. Наумов выдвигают ряд доводов.

1. Медузоидное поколение появилось вторично как средство распространения половых продуктов.

2. Способ передвижения медуз по принципу реактивного двигателя, осуществляемый сокращением мускулатуры — вторичен.

3. Если бы медузы были более древними, то их адаптивные признаки (например, статоцисты) сохранились бы у полипов, хотя бы в рудиментарном виде.

4. У медуз отсутствует первичный аборальный орган чувств, а вторичные чувствительные элементы сосредоточены по краю колокола.

5. Возникновение метагенеза путем бесполого размножения явилось следствием прикрепленного образа жизни полипоидного поколения.

Представляется, что с позиций признания «медузоидного пути» эволюции перечисленным выше доводам можно найти возражения.

1. Медуза возникла из уже способной размножаться протоактинулы прямым метаморфозом, т. е., по-видимому, как более активно передвигающийся и потому расселяющийся на большие расстояния организм.

2. Способ передвижения медузы по принципу реактивного двигателя безусловно вторичен. Но медузоидный предок — протоактинула — двигался первоначально с помощью ресничек, а с момента появления у него щупалец, по-видимому, путем сокращения таковых.

3. Адаптивные признаки медузы совсем не обязательно должны сохраниться у полипа, так как, если полип и возник из медузообразного организма, то, скорее всего, на его личиночной стадии, т. е. тогда, когда многие специализированные органы медузы еще не сформировались.

4. Аборальный чувствительный орган у медуз действительно отсутствует. Но его нет и у полипов... Предполагается, что у полипа он исчез потому, что планула закрепляется на дне аборальным полюсом — как раз тем, на котором у нее располагается этот орган. У пелагического предка медузы, скорее всего, аборального органа просто не было, либо он исчез вместе с исчезновением ресничного покрова у медузы, как только у нее появился более рациональный способ передвижения.

5. Известно немало примеров бесполого размножения у неприкрепленных, свободноплавающих полипов (*Margelopsis*, *Clymacocodon* и др.) и медуз (*Rathcea*, *Eleutheria* и др.) Кроме того, оседание личинки и ее закрепление на субстрате тоже могло возникнуть вторично, как путь закрепления популяции в данном месте, так сказать, в виде оставляемого «следа».

Исходя из сказанного, представляется, что, даже признавая «полипоидное» происхождение книдарий, полностью исключать возможность такого эволюционного пути, как превращение предкового пелагического организма непосредственно в медузу, нельзя. Если представить, что плавающий в толще воды полипообразный организм не имеет подходящего субстрата для оседания, то легко понять, что он, обитая в пелагиали, может приобрести свойства медузы. Последняя, передвигаясь реактивным путем, оказывается более надежным приспособлением для расселения половых продуктов, нежели передвигающийся с помощью ресничек фертильный полип.

Давно доказано, что и полип, и медуза имеют по существу один и тот же план строения, а последняя — всего лишь вариант первого, поэтому нет нужды спорить, к чему ближе книдарный предок. Жизненные циклы современных Trachylida, как уже говорилось, свидетельствуют о том, что ранние стадии развития многих видов, безусловно, больше напоминают полип, нежели медузу, так как лишены органов, типичных для последней. Лишь в ходе индивидуального развития личинка трахилид, имеющая вид полипа, испытывает прямой метаморфоз в медузу. Схема жизненного цикла Trachylida показывает нам лишь один из простейших и возможных вариантов эволюции Cnidaria. Однако нет достаточных оснований считать Trachylida (безусловно одних из самых примитивных Hydrozoa) основополагающей группой всех Cnidaria.

Итак, анализируя «медузоидную» и «полипоидную» гипотезы происхождения Cnidaria, нетрудно заметить, что в них нет принципиальной разницы. Обе они сводятся не столько к тому, какое из поколений (медузоидное или полипоидное) было первичным, сколько к тому, какой образ жизни предка был первичным — активно подвижный или сидячий. И в этом аспекте становится очевидным, что каждая точка зрения все же исходит из того, что самым древним предком был активно передвигающийся организм. Данные онтогенезов ряда современных книдарий указывают на то, что таковой в большей степени напоминал полипа.

Взгляды сторонников названных гипотез расходятся по сути дела только на то, как шла дальнейшая эволюция протокнидарий: либо пелагический организм превратился в медузу, либо осел, и эволюция пошла в направлении почкования стерильных и фертильных особей, последние из которых отрывались, превращаясь в медуз.

Палеонтологических подтверждений сказанному мы, естественно, не имеем, так как отпечатков бесскелетных полипов не найдено. Первые обнаружения медуз, только предположительно близких к Trachylida, Athecata и Thesaphora, известны из венда [85]

Принимая точку зрения, что самыми древними предками Cnidaria были пелагические организмы, имеющие 4-лучевую симметрию, и не имея прямых доказательств тому, какие группы книдарий ближе всего к исходным, я не вижу достаточных оснований для утверждения, что таковыми можно считать Hydrozoa. Хорошо известно, что полип этих книдарий характеризуется многолучевой радиальной симметрией ($L_{4n}P$), мешкообразной гастральной полостью и лишь у гидромедуз проявляется четкая тетрамерная симметрия (с. 134)

В последние десятилетия широкое распространение получила гипотеза Д. Чапмэна-Вернера [114, 115, 116, 247, 248, 249], по которой традиционной идее о первичности Hydrozoa противопостав-

ляется мнение, что основополагающим классом всех Cnidaria были Scyphozoa *

Эта теория базируется на идее первичности полипоидного поколения и исходности 4 лучевой симметрии. Детальное изучение Чапмэном и Вернером строения и функциональных особенностей сцифистом — полпов Semaestomeae и Rhizostomeae (Scyphozoa) — позволило заключить, что сцифополпы — простейший вариант полипов Cnidaria (рис. 1, 5, 6). Сцифистома имеет гастральную полость с 4 карманами, отделенными друг от друга септами, и перидермальную чашечку в своей базальной части (рис. 1, 6). Было высказано мнение, что сцифистома должна происходить от каких-то полипов, полностью погруженных в перидермальную трубку. Подтверждением этому оказался тот факт, что при раздражении сцифистома *Aurelia aurita* сокращается примерно на 1/3 своей длины, как бы прячась в несуществующую трубку.

Предковую форму сцифистомы Чапмэн и Вернер видели в ископаемых Conulata, предположительно обитающих еще в венде (Conomedusites) и имевших расцвет в кембрии—триасе. Как известно, Conulata характеризовались 4 лучевой симметрией и наружным скелетом из хитина (рис. 1, 3).

Исследования, касающиеся морфологии и анатомии полипов Coronatae (*Stephanoscyphus*), показали, что эти полипы имеют хитиновую трубку, полностью в нее погружаясь, (рис. 1, 4), и гастральную полость, разделенную на 4 камеры. Морфологическое сходство *Stephanoscyphus* и Conulata выражается также в наружном рельефе перидермальных трубок, в наличии 4 интеррадиальных мускульных тяжей (возможных дериватов продольных мышц, обеспечивавших работу оперкулярного аппарата у Conulata) и внутренних перидермальных утолщений в базальной части трубки. Сказанное позволило авторам этой гипотезы считать полипов Coronatae наиболее близкими из известных квидарий к ископаемым предкам («живыми ископаемыми» по Вернеру), и рассматривать Coronatae как основополагающую группу всех современных квидарий.

Особо следует остановиться еще на одной уникальной особенности сцифополипов. Известно, что стефаносцифус имеет в своей оральной части систему гастральных каналов, состоящую из кольцевого и коротких радиальных каналов. При стробиляции полип *Stephanoscyphus* как бы передает эти каналы медузе, а его дегенерирующая во время стробиляции верхушка восстанавливается вместе с кольцевым и радиальными каналами. У сцифистом эти каналы отсутствуют. Однако отверстия в их гастральных септах, возможно, могут рассматриваться как дериваты кольцевого канала. Иными словами, самые примитивные сцифополипы обладают тем признаком, который принято считать характерным

* Известны также теории первичности билатеральных полипов Anthozoa, базой для которых послужили упомянутые выше гипотезы Хаджи и Йегерстеда (с.).

только для медуз. Это обстоятельство крайне важно по двум причинам. Во-первых, оно свидетельствует о том, что система радиальных и кольцевого каналов возникла на ранних этапах эволюции книдарий и у сидячих форм может иногда сохраняться, возможно, как некое гидростатическое приспособление. Во-вторых, наличие системы каналов у сидячих особей книдарий лишний раз указывает на отсутствие принципиальной разницы между полипом и медузой.

К сказанному уместно добавить, что и другие признаки, характерные якобы исключительно для медуз, в действительности могут быть встречены и у сидячих форм: статоцисты у *Halammo-hydra* и *Euphysa ruthae*, статические папиллы у *Siphonohydra adriatica* и *Meiorhopalon areniculum* (Hydrozoa), глазки у *Stylacornella riedli*, *St. variabilis* (Scyphozoa). У медуз остается, таким образом, только одно уникальное свойство — сильно развитая мезоглея. Медуза, как представляется, может рассматриваться главным образом как экологическая форма существования книдарного полипа.

Согласившись с тем, что медуза — метаморфизированный полип, приспособившийся к свободноплавающему образу жизни, интересно рассмотреть жизненный цикл и особенности морфологии таких современных книдарий, у которых четко прослеживается прямое превращение полипа в медузу. Наибольший интерес может представлять в этом смысле группа кубомедуз. Как показали исследования *Tripedalia cystophora* [114, 115, 247, 248, 249], а позже *Chironex fleckeri* [265], кубополипы обладают симметрией $L_n nP$, лишены гастральных карманов и септ, имеют головчатые щупальца и обладают способностью к латеральному почкованию (рис. 1, 7, 8, 9). Эти признаки, равно как наличие в книдоме стенотел и гастрюляция по типу деляминации, делают кубополипов похожими на гидроидных полипов в большей степени, чем на сцифополипов.

Как сказано выше, кубополип испытывает прямой метаморфоз в медузу — его щупальца становятся ропалиями медузы и последняя в процессе превращения приобретает 4 лучевую симметрию (рис. 1, 10). Интересно, что смещение процесса в ту или иную сторону (превращение полипа в медузу или почкование полипом дочерних латеральных особей) зависит от незначительных колебаний температуры воды, что очень напоминает процесс почкования или гонадообразования у гидры.

Как видно, кубоидные, считавшиеся до последнего времени одним из отрядов Scyphozoa, имеют много признаков, отличающих их от последних, но сближающих с Hydrozoa, поэтому нельзя не согласиться с идеей Чапмэна и Вернера о том, что кубомедузы заслуживают выделения их в самостоятельный класс Cubozoa. Это признается в настоящее время большинством специалистов.

Имея многие признаки, сближающие их с гидрозоями, кубоидные в то же время характеризуются рядом особенностей, общих

со Scyphozoa. Это — закладка гонад в гастродерме, отсутствие интерстициальных клеток, роль которых выполняют амебоциты, устройство медуз, в том числе их ропалиев. Поэтому представляется убедительной идея о том, что предки Cubozoa отделились от ранних 4 лучевых Scyphozoa, сохранив в онтогенезе тенденцию к прямому превращению полипа в медузу, и эволюировали в сторону упрощения полипоидной формы, определив тем самым путь возникновения Hydrozoa.

Ископаемых полипов Cubozoa не известно. Медуза (*Kimberella*), которую палеонтологи ориентировочно относят к кубоидным, найдена в венде. Судить о времени возникновения Cubozoa и Hydrozoa можно лишь предположительно. Во всяком случае произошло это, по-видимому, не в относительно поздний геологический период, как полагают некоторые исследователи [193], а, напротив, в достаточно раннюю геологическую эпоху. Уже в венде известны представители Hydrozoa, многие из которых близки к современным отрядам.

Как уже говорилось (с. 137), полипы Hydrozoa имеют многолучевую радиальную симметрию ($L_n n P$). Отсутствие у них гастральных септ свидетельствует о вторичном упрощении. Напротив, многообразие форм и размеров полипов*, множественное и беспорядочное расположение щупалец у ряда представителей, появление головчатых щупалец с апикальными скоплениями нематоцист, закладка медузы в виде медузоидного узелка (эмбрионизация развития медуз), появление у медуз статоцистов нещупальцевого происхождения, наконец, книдом, состоящий из 22 типов нематоцист (у Scyphozoa — 3, у Cubozoa — 5) — все это свидетельствует о вторичном усложнении гидрозоев по сравнению с предковыми формами.

Ввиду отрывочности палеонтологических материалов пролить свет на происхождение рецентных отрядов Hydrozoa** может сравнение морфологии полипов, характера образования медуз, особенностей строения ранних личиночных стадий, соотношения полюсов первичного организма и почкующихся на нем вторичных особей, а также характер книдома. Следует подчеркнуть, что имеющиеся на сегодняшний день знания по составу нематоцист в пределах каждого из отрядов позволяют использовать этот признак как для уточнения системы группы, так и для филогенетических построений (с. 57—71, 71—74).

* Все полипы Scyphozoa имеют очень небольшие размеры и настолько похожи друг на друга, что их зачастую нельзя идентифицировать не только до вида, но и часто даже до семейства.

** Критический анализ всех известных данных по системе Hydrozoa позволяет с большей или меньшей уверенностью говорить о том, что класс Hydrozoa включает 2 подкласса, 7 отрядов, 79 семейств, примерно 360 родов и около 1800 видов.

Как сказано выше (с. 137), среди современных отрядов Hydrozoa прямое превращение полипа в медузу наблюдается в онтогенезе Trachylida. Это позволяет сопоставить жизненный цикл трахилид с таковым Cubozoa. Сходство двух названных групп состоит также в наличии гастродермальной оси у щупалец полипов и гастродермальном происхождении органов чувств (статоцистов у Trachylida и ропалиев у Cubozoa) из щупалец полипов. Полипы некоторых трахилид (*Pegantha rubigenosa*) могут почковывать вторичных полипов (рис. 2, 3), испытывающих в дальнейшем прямое превращение в медуз. Есть также мнение, что медузы Narcomedusae (один из подотрядов трахилид) более других гидромедуз похожи на таковые Cubozoa (например, по наличию периферийных карманов желудка) [193]

Примитивные актинулоподобные полипы отряда Limnomedusae имеют один венчик щупалец (*Gonionemus* (рис. 2, 6)) или вовсе лишены таковых (*Limnocoidea*). Они имеют очевидное сходство с полипами Cubozoa: и те, и другие имеют гастродермальную ось в щупальцах. Однако образование медуз Limnomedusae происходит путем закладки медузоидного узелка, а полип при этом может фрустулировать [100]. У Limnomedusae оральные части полипа и медузы направлены в разные стороны, тогда как у Cubozoa они соответствуют одна другой. Можно, тем не менее, допустить, что у Limnomedusae метаморфоз в медузу стала претерпевать вторичная почка полипа, а закладка на ней медузоидного узелка есть следствие эмбрионизации.

Таким образом, полипы в виде одиночных актинулоподобных зооидов Trachylida и Limnomedusae сходны с таковыми Cubozoa. Это дает основание считать названные отряды весьма примитивными, сохранившими значительное сходство с Cubozoa.

У представителей Actinulida личинка актинула в процессе онтогенеза превращается в хальгидрулу, более всего похожую на полипа Trachylida (рис. 2, 4, 5). Взрослые интерстициальные организмы *Halammohydra* и *Otohhydra* покрыты ресничным эпителием, имеют гастродермальную ось в щупальцах, статоцисты гастродермального происхождения и гонады в стенке оральной части тела. Сходство Actinulida с актинулоподобными полипами Trachylida и наличие у них статоцистов, связанных с нервным кольцом, позволяет согласиться с мнением о том, что это — неотенические актинулоподобные организмы, не завершившие прямой метаморфоз в медуз, близкие к Trachylida [233]. Если же представить себе, что клейкий орган халяммогидр, расположенный на аборальном полюсе животного, гомологичен редуцированной субумбрелле медузы, можно заметить сходство этого организма с личинкой сифонофор.

Отсутствие у трех названных групп десмонем (книд, обладающих способностью опутывать жертву, с. 68—70) позволяет говорить о том, что этот тип стрекательных капсул возник позднее — после того как сформировались примитивные отряды Trachylida, Limnomedusae и Actinulida.

У представителей всех трех подотрядов сифонофор личинки на самых ранних стадиях их развития оказываются актинолоподобными организмами, имеющими вид полипчиков (рис. 2, 7, 8, 9). На латеральной стороне такого организма возникает зачаток, интерпретируемый как будущее щупальце (арканчик), а на стороне, противоположной рту, происходит закладка плавательного пузыря, или нектофора, т. е. медузоидной почки [112, 113]. У личинок сифонофор (как и у *Limnomedusae*) оральный полюс полипа не соответствует оральному полюсу выпочковывающейся медузы. Однако достаточно вспомнить, что среди *Trachylida* известны формы, чьи личинки почкуют на стороне с аборальной стороны маленьких вторичных полипчиков, направленных своими оральными концами в сторону, противоположную оральному полюсу материнского организма. Если предположить, что дочерние актинулы не отрываются и метаморфизируются в медуз, легко найти сходство между ларвальной колонией *Trachylida* и таковой сифонофор. При этом так называемый арканчик отличается по строению от щупалец полипов трахилид, лимномедуз и актинулид: он полый, как правило, очень длинный, часто ветвится и располагается в основании полипа. Это обстоятельство и то, что арканчик у ранней личинки всегда один, т. е. не отвечает правилу Мережковского ($2 \times n$, с. 134), установленному для гидрополипов, позволяет поставить под сомнение ранее высказанную мысль о щупальцевой природе этого образования. В настоящее время я склонна рассматривать арканчик как самостоятельное образование — особь, возникающую на первичном зооиде путем латерального почкования.

Ископаемых сифонофор не известно*. Представляется, что сифонофоры, как и актинулиды, могли произойти от актинолоподобных предков, близких к таковым *Trachylida*. В какой-то степени это согласуется с теорией Педофоры Тоттона [239, 240]. Тоттон рассматривает предковую форму — Педофору — как новый тип организации, возникший от сидячих полипов в виде вторично подвижных неотенических личинок актинул, перешедших к раннему почкованию гонозоидов. Однако Тоттон связывал направление эволюции сифонофор с гидроидами *Corymorphidae*, *Myriothelidae*, *Margelopsidae*, последние из которых имеют пелагических полипов. Однако современные представители названных семейств — высокоспециализированные организмы, чьи актинулы также несут признаки специализации, в частности, упорядоченное расположение щупалец в 2 венчика, не отмеченное у сифонофор.

Надо думать, что предка сифонофор следует искать гораздо ближе к основанию филогенетического дерева *Hydrozoa*.

* Ранее [241] возникновение сифонофор датировалось докембрием, по обнаружению в эту геологическую эпоху предков *Porpita* и *Velella*, в действительности принадлежащих не сифонофорами, а капитатным гидроидам отряда *Athecata*.

Сифонофоры, помимо десмонем, имеют три типа нематодист — акрофоры, анакрофоры и булофоры — уникальные для этого специализированного отряда. Выше была рассмотрена возможная картина происхождения пелагических Hydrozoa и групп, чье полипоидное поколение представлено одиночными, сидячими, бесскелетными организмами.

Вторая линия эволюции, как представляется, шла в направлении развития седентарных колониальных гидроидных полипов и формирования у них скелета.

Наиболее примитивными сидячими колониальными гидроидными полипами можно считать современное семейство Moerisiidae (рис. 2, 10). Его представители бывают в виде одиночных гидрантов с прикрепительными педальными дисками, имеющими хитиновую оболочку, либо в виде стелющихся колоний, чьи столоны также покрыты перисарком, или образуют подвижные «биполярные» колонии из двух полипов. Разные исследователи относят Moerisiidae либо к Limnomedusae, либо к Athecata. Сходство полипов и медуз Moerisiidae с таковыми названных отрядов очевидно: полые щупальца медуз, 4-гранный манубриум с 4 ротовыми лопастями, тенденция к обитанию в опресненных водоемах — признаки, сближающие это семейство с лимномедузами. Однако наличие в книдоме десмонем, отсутствие статодистов у медуз — признаки, позволяющие поместить Moerisiidae, скорее, в Athecata.

Из двух подотрядов Athecata — Filifera и Capitata — Moerisiidae в равной мере могут быть отнесены к тому и другому. Они обладают полипами с нитевидными щупальцами (признак Filifera), и в то же время их медузы выпочковываются на головке гидранта между щупальцами, а в их книдоме есть стенотелы (признаки Capitata). Возможно, есть резон в выделении Moerisiidae в качестве самостоятельного подотряда и рассматривать его как промежуточную ступень между Athecata и Limnomedusae, а также как базовое семейство в развитии Filifera и Capitata. Эти две группы, скорее всего, возникли от моеризиидного предка самостоятельно, и эволюция в каждом из названных подотрядов шла независимо и параллельно в направлении упорядочения в расположении щупалец полипов [193] и формирования колоний от стелющихся до древовидных и корковидных [49]

От моеризиидного предка, возможно, произошли и Hydrida, переход которых в пресные водоемы сопровождался исчезновением скелета и глубоко зашедшей эмбрионизацией в развитии медуз (до состояния гонад)

Отсутствие актинулоподобных личинок, одиночных полипов, высокий уровень организации колоний с хорошо развитым скелетом затрудняют выяснение филогенетических связей Thesapoda с другими гидрозойными отрядами. Нитевидные щупальца и отсутствие в книдоме стенотел позволяет сближать Thesapoda с Filifera. Наиболее примитивными Thesapoda можно считать семейство Melicertidae, ввиду отсутствия у его представителей

теки вокруг полипов (рис. 2. 11). Появление у медуз Thesaphoga статоцистов эпидермального происхождения и значительное упрощение книдома у представителей этого отряда — вторичные признаки. Эволюция Thesaphoga, по-видимому, была направлена в сторону образования мощного скелета с теками вокруг зооидов, возникновения билатеральной симметрии у полипов и появления сложных приспособлений вокруг гонотек.

Представления о филогенетических связях между классами и отрядами Cnidaria отражены в схеме (рис.) к статье О. В. Боженовой, С. Д. Гребельного и С. Д. Степаньянц в данном сборнике

CNIDARIA ORIGIN AND THE POSSIBLE WAY OF THE HYDROZOA EVOLUTION

S. D. Stepanjants

Zoological Institute Ac. Sci, USSR, Leningrad

There are some aspects in this problem: 1) what kind of oldest Cnidaria were, 2) which of the Cnidaria generations — polyps or medusae we must consider as primary, 3) which of recent Cnidaria are nearest to the ancestors, 4) what is the possible way of the Hydrozoa evolution.

New suggestion about the possible way of the basic tetramerous symmetry origin is advanced.

All theories about the Cnidaria origin and evolution came to point wheather ancestors mode of living was primary pelagic (bento-pelagic) or sedentary. It is supposed that the pelagic mode of living was initial. It is evident that Scyphozoa are basic group of Cnidaria. Hydrozoa are much more advanced group, which get simplified secondary. Trachylida and Limnomedusae are most primitive orders of Hydrozoa.

ЛИТЕРАТУРА

1. Айзенштадт Т. Б., Полтева Д. Г. Происхождение половых клеток и ранние стадии оогенеза у морского гидроидного полипа *Obelia* // Онтогенез. 1981. Т. 12. № 3. С. 243—249.
2. Баденко Л. А., Белоусов Л. В., Зелинченко Р. И., Лабас Ю. А., Летунов В. Н. Анализ ростовых пульсаций гидроидных полипов *Obelia longissima* // Биофизика. 1984. Т. 29. Вып. 6. С. 1014—1017
3. Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных М.: Наука, 1964. Т. 1. 432 с.
4. Белоусов Л. В. Прижизненные наблюдения над клеточными перемещениями у гидроидного полипа *Obelia flexuosa* // Докл. АН СССР. 1961. Т. 136. № 6. С. 1490—1493.
5. Белоусов Л. В. (Beloussov L. V.) Growth and morphogenesis of some marine Hydrozoa according to histological data and time-lapse studies. // Publ. Seto Mar Biol. Lab. 1973. Vol. 20. P. 315—366.
6. Белоусов Л. В., Дорфман Я. Г. Механизмы роста и морфогенеза гидроидных полипов по данным цейтрафферной микрокиносъемки. // Онтогенез. 1974. Т. 5. № 5. С. 437—445.
7. Белоусов Л. В., Лабас Ю. А., Баденко Л. А. Ростовые пульсации и форма зачатков у гидроидных полипов. // Журн. общ. биол. 1984. Т. 45. № 6. С. 796—806.
8. Белоусов Л. В., Баденко Л. А., Качурин А. Л., Курило Л. Ф. (Beloussov L. V., Badenko L. A., Katchurin A. L., Kurilo L. P.). Cell movements in mor-

- phogenesis of hydroid polypes // Journ. Embryol. exp. Morph. 1972. Vol. 27 P. 317—337
9. Белоусов Л. В., Лабас Ю. А., Баденко Л. А., Казакова Н. И., Зинченко В. П. Цитофизиология пульсационного морфогенеза гидроидных полипов // Тез.Х Всесоюзн. эмбриол. совещания. М.: изд. МОИП, 1986. Ч. II. С. 140.
 10. Браун Ф. Реснички // Сравнительная физиология животных. М.: Мир, 1978. Т. 3. С. 324—345.
 11. Бурыкин Ю. Б. Регулирующая роль некоторых экологических факторов в процессе роста колониальных гидроидов // Автореф. канд. дис. М.: изд. МГУ 1979. 22 с.
 12. Вологдин А. Г. Земля и жизнь // Эволюция среды и жизнь на земле. М.: Наука, 1963. 170 с.
 13. Вологдин А. Г. О древнейших формах жизни северной Евразии // Абиогенез и начальные стадии эволюции жизни. М.; Л.: Наука, 1967. С. 130—136.
 14. Глотов Н. В., Животовский Л. А., Хованов Н. В., Хромов-Борисов Н. Н. Биометрия. Л.: изд. ЛГУ, 1982. 263 с.
 15. Грант В. Видообразование у растений. М.: Мир, 1984. 528 с.
 16. Дементьев А. Э., Миничев Ю. С. Особенности дробления гидроидного полипа *Obelia loveni* (Hydrozoa, Leptolida) // Зоол. журн. 1985. Т. 64. № 8. С. 1133—1139.
 17. Дингл Д. Лизосомы. Методы исследования. М.: Мир, 1980. 181 с.
 18. Догель В. А. Тип кишечнополостных (Coelenterata) // Руководство по зоологии. М.; Л.: Биомедгиз, 1937. Т. I. С. 268—396.
 19. Догель В. А. Зоология беспозвоночных. М.: Высшая школа, 1981. 606 с.
 20. Дубинин Н. П. Общая генетика. М.: Наука, 1976. 590 с.
 21. Зарайский А. Г., Белоусов Л. В., Лабас Ю. А., Баденко Л. А. Исследование клеточных механизмов ростовых пульсаций у гидроидных полипов // Онтогенез. 1984. Т. 15. № 2. С. 163—169.
 22. Иванов А. В. Происхождение многоклеточных животных. Л.: Наука, 1968. 287 с.
 23. Иванова К. П. Дробления яйца *Aurelia aurita* из Белого моря // Докл. АН СССР 1949. Т. 65. № 4. С. 589—591.
 24. Иванова-Казас О. М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Новосибирск: Наука, 1975. 372 с.
 25. Иванова-Казас О. М. Бесполое размножение животных. Л.: изд. ЛГУ, 1977. 240 с.
 26. Иванцов Н. (Iwanzoff N.). Ueber den Bau, die Wirkungsweise und die Entwicklung der Nesselkapseln der Coelenteraten. // Bull. Soc. Imper. Naturalistes de Moscou. 1896. Т. 10. Р. 95—161, 323—355.
 27. Кагановская Э. А. Электронно-микроскопическое исследование эпителия желудка, средней кишки полихеты *Arenicola marina* в процессе поглощения пероксидазы хрена и кармина из полости пищеварительного тракта // Цитология. 1983. Т. 25. № 8. С. 896—903.
 28. Карлсен А. Г. Марфенин Н. Н. Перемещение гидроплазмы в колонии у гидроидов на примере *Dynamena pumila* (L.) и некоторых других видов // Журн. общ. биол. 1984. Т. 45. № 5. С. 670—680.
 29. Кауфман З. С. Роль углеводов в метаморфозе личинки сцифомедузы *Cyanea capillata* // Онтогенез. 1970. Т. I. № 4. С. 416—420.
 30. Ковалевский А. О. Наблюдения над развитием Coelenterata // Изв. о-ва любит. естествозн., антропол. и этногр. 1873. Т. 10. № 2. С. 1—36.
 31. Косевич И. А. Перемещение колонии *Obelia loveni* (Allm.) (Hydrozoa, Thesaurhoga, Campanulariidae) по субстрату // Актуальные проблемы океанологии. М.: ИОАН СССР. 1984. С. 92—93.
 32. Лабас Ю. А. О световой сигнализации у гребневиков // Теоретическое и практическое значение кишечнополостных. Л.: изд. ЗИН АН СССР, 1980. С. 41—49.
 33. Лабас Ю. А., Белоусов Л. В., Баденко Л. А., Летунов В. Н. О пульсационном росте у многоклеточных организмов // Докл. АН СССР 1981. Т. 257. № 5. С. 1247—1250.

34. Лабас Ю. А., Белоусов Л. В., Баденко Л. В., Летунов В. Н. Методика регистрации линейного роста и перемещения клеточных масс у многоклеточных животных и растений // Цитология. 1982. Т. 24. № 8. С. 973—980.

35. Лабас Ю. А., Белоусов Л. В., Казакова Н. И., Баденко Л. А. Реакции на электрические поля как показатель связи между общеорганизменной и клеточной полярностью у гидроидных полипов // Онтогенез. 1987. Т. 18. № 2. С. 154—168.

36. Лабас Ю. А., Зинченко В. П., Белоусов Л. В., Казакова Н. И. Динамика свободного кальция в авторитмических ростовых пульсациях клеток развивающегося побега у колониальных гидроидных полипов // Журн. общ. биол. 1988. Т. 49. Вып. 6. С. 735—749.

37. Ливанов Н. А. Пограничные образования у Polychaeta и общее морфологическое значение таких образований // Тр. О-ва естествоисп. имп. Казанск. ун-та. 1913. Т. 46. Вып. 2. С. 1—286.

38. Ливанов Н. А. Пути эволюции животного мира. М.: Сов. наука, 1955. 399 с.

39. Липин А. Н. (Lipin A. N.) Die Morphologie und Biologie von *Polypodium hydriforme* Uss. // Zool. Jahrb. Abt. Anat. 1911. Bd 31. S. 317—426.

40. Липин А. Н. Половозрелая форма, филогения и систематическое положение *Polypodium hydriforme* Uss. // Тр. О-ва естествоисп. имп. Казанск. ун-та. 1915. Т. 47. Вып. 4. С. 1—146.

41. Липин А. Н. (Lipin A. N.) Geschlechtliche Form, Phylogenie und systematische stellung von *Polypodium hydriforme* Uss. // Zool. Jahrb. Abt. Anat. 1925. Bd 47. S. 543—635.

42. Лосева Л. М. Новые данные по развитию северных актиний // Автореф. канд. дис. Л.: изд. ЛГУ 1978. 18 с.

43. Макаренкова Е. П., Серавин Л. Н. Клеточные контакты и их расположение в гидрантной почке *Obelia loveni* // Citologia. 1986. Т. 28. № 7. С. 677—682.

44. Марфенин Н. Н. Морфология роста в колонии гидроидного полипа *Dynamena pumila* (Hydrozoa, Leptolida) // Журн. общ. биол. 1973. Т. 34. № 5. С. 727—737.

45. Марфенин Н. Н. Морфология колонии и распределительная система у двух видов герматипных кораллов рода *Acropora* // Зоол. журн. 1983. Т. 62. Вып. 1. С. 5—13.

46. Марфенин Н. Н. Влияние скорости течения воды на рост колониальных гидроидов (Hydrozoa, Thesaphora) // Докл. АН СССР. 1984. Т. 278. № 6. С. 1507—1510.

47. Марфенин Н. Н. Морфофункциональный анализ организации моноподиальных колоний гидроидов с терминально расположенными зооидами на примере *Tubularia larynx* Ell. et Sol. // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1985а. № 2. С. 238—247.

48. Марфенин Н. Н. Функционирование распределительной системы пульсаторно-перистальтического типа у колониальных гидроидов // Журн. общ. биол. 1985б. Т. 46. № 2. С. 153—164.

49. Марфенин Н. Н. Колониальная организация у гидроидов. // Автореф. докт. дис. изд. МГУ 1986. 49 с.

50. Марфенин Н. Н., Косевич И. А. Морфология колонии у гидроида *Obelia loveni* (Allm.) (Campanulariidae) // Вестник МГУ Сер. 16. Биол. 1984. № 2. С. 37—46.

51. Марфенин Н. Н., Косевич И. А. Основные этапы возрастания скорости роста колоний у гидроидов. // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. Архангельск: 1985. С. 144—145 (Тез. докл. регион. конф.).

52. Мейен С. В. Основные аспекты типологии организмов // Журн. общ. биол. 1978. Т. 39. № 4. С. 465—508.

53. Мейен С. В., Шрейдер Ю. А. Методологические аспекты теории классификации // Вопр. философии. 1976. № 12. С. 67—79.

54. Мейер К. И. Размножение растений. М.: Сельхозгиз, 1937. 284 с.

55. Мережковский К. С. Исследования о губках Белого моря. С.-П.: 1879. 82 с.

56. Мечников И. И. Исследования о развитии медуз и сифонофор. // Собрание сочинений. М.: изд-во Акад. медиц. наук, 1953 (1874). Т. 2. С. 425—473.
57. Мечников И. И. Эмбриологические исследования над медузами. // Избран. биологич. произведения. М.; Л.: изд-во АН СССР, 1950 (1886). С. 271—472.
58. Мещеряков В. Н., Белоусов Л. В. Пространственная организация дробления. М.: депон. ВИНТИ. 1978. 100 с.
59. Наумов Д. В. Общие вопросы метагенеза в связи с установлением первичного поколения у метагенетических гидрозоев // Тр. Зоол. ин-та Акад. наук СССР 1953. Т. 13. С. 70—90.
60. Наумов Д. В. О несогласованности направления и скорости эволюционного процесса у разных поколений метагенетических животных // Докл. АН СССР 1956. Т. 108. № 3. С. 558—561.
61. Наумов Д. В. Гидроиды и гидромедузы морских, солоноватоводных и пресноводных бассейнов СССР М.; Л.: изд. АН СССР 1960. 626 с. (Определитель по фауне СССР № 70)
62. Наумов Д. В. Сцифоидные медузы морей СССР М. Л.: изд. АН СССР 1961. 97 с. (Определитель по фауне СССР № 75).
63. Панова Н. С., Шрейдер Ю. А. Принцип двойственности в теории классификации // Научн.-техн. информ. 1975. Сер. 2. № 10. С. 3—10.
64. Полтева Д. Г. Дифференциация клеток и формирование плана строения у гидры и гидроидов // Онтогенез. 1983. Т. 14. № 2. С. 117—128.
65. Полтева Д. Г., Айзенштадт Т. Б. Ультраструктура личинок морского гидроидного полипа *Obelia*. Обособление *i*-клеток в раннем личиночном развитии // Цитология. 1980. Т. 22. № 3. С. 271—280.
66. Преображенский Б. В. Морфология и палеоэкология табулятоморфных кораллов. М.: Наука, 1982. 157 с.
67. Райков И. Б. (Raikov I. B.) Ultrastructure du cytoplasma et des nematocystes du cilie *Remanella multinucleata* Kahl (Gymnostomata, Loxodidae). Existence de nematocystes chez les cilies. // Protistologica. 1978. Т. 14. Р. 413—432.
68. Райкова Е. В. Жизненный цикл *Polypodium hydriforme* Ussov (Coelenterata) // Зоол. журн. 1958. Т. 37. Вып. 3. С. 345—358.
69. Райкова Е. В. (Rajkova E. V.) Life cycle and systematic position of *Polypodium hydriforme* Ussov (Coelenterata), a cnidarian parasite of the eggs of Acipenseridae // Publ. Seto Mar. Biol. Lab. 1973. Vol. 20. Р. 165—173.
70. Райкова Е. В. (Raikova E. V.) Morphology, ultrastructure and development of the parasitic larva and its surrounding trophamnion of *Polypodium hydriforme* Ussov (Coelenterata) // Cell. Tissue Rec. 1980. Т. 206. Р. 487—500.
71. Райкова Е. В. Цитологические парадоксы в цикле развития кишечнополостного *Polypodium hydriforme* — внутриклеточного паразита из ооцитов осетровых рыб // Цитология. 1985. Т. 27. № 4. С. 391—401.
72. Райкова Е. В. Цитологическое исследование внутриклеточного паразита ооцитов осетровых рыб *Polypodium hydriforme* (Coelenterata) и вызываемых им нарушений оогенеза // Автореф. докт. дис. Л.: изд. ЦИН АН СССР. 1986. 38 с.
73. Райкова Е. В. (Raikova E. V.) Peculiarities of the embryonic development of *Polypodium hydriforme* Ussov (Coelenterata), a parasite of acipenserid oocytes // Gegenbaurs morphol. Jahrb. Leipzig. 1987. Bd 133. 99—121.
74. Сахарова Н. Ю. Вариабельность развития *Dynamena pumila* // Биол. науки. 1965. № 4. С. 48—51.
75. Серавин Л. Н. Вариабельность процесса гастрюляции у *Aurelia aurita* // Закономерности индивидуального развития. М.: Наука, 1986. Т. 1. С. 68.
76. Серавин Л. Н. Свободноживущие стадии *Polypodium hydriforme* Ussov (тип Cnidaria) являются полипами. 1988 (в печати).
77. Серавин Л. Н., Гудков А. В. Новый парасексуальный процесс у саркодовых — паракопуляция // Современные проблемы протозоологии. Вильнюс. 1982. С. 327.
78. Серавин Л. Н., Гудков А. В. Основные типы и формы агамных слияний клеток у простейших // Цитология. 1984. Т. 26. С. 123—131.
79. Степаньянц С. Д. Колонии гидроидов подотряда Thesacphora в морском планктоне // Зоол. журн. 1972. Т. 51. Вып. 3. С. 325—331.

80. Урманцев Ю. А. Что может дать биологу представление объекта как системы в системе объектов того же рода // Журн. общ. биол. 1978. Т. 39. № 5. С. 698—718.
81. Усов М. М. *Polypodium hydriforme* — новая форма пресноводных целентерат // Тр. Казанск. о-ва естествоисп. 1885. Т. Вып. 6. С. 1—24.
82. Успенская А. В. Ультраструктура стрекательного аппарата миксоспоридии *Shraeromyxa cottidarum* // Цитология. 1972. Т. 14. № 6. С. 779—782.
83. Успенская А. В. Новые данные о жизненном цикле и биологии миксоспоридий (Protozoa) // Докл. АН СССР. 1982. Т. 262. С. 503—507.
84. Успенская А. В. Особенности жизненного цикла миксоспоридий. Л.: депон. ВИНТИ. 1983. 21 с.
85. Федонкин М. А. Органический мир венда // Итоги науки и техники. Серия Стратиграфия, Палеонтология. М.: изд-во ВИНТИ. 1983. Т. 12. 128 с.
86. Шафрановский И. И. Симметрия в природе. Л.: Недра, 1985. 168 с.
87. Шимкевич В. М. Очерк современного состояния вопроса о развитии Hydrozoa // Вестник естествозн. 1890. № 4. С. 171—176.
88. Шмагина А. П. Мерцательное движение. М.: Медгиз, 1948. 239 с.
89. Шмидт-Ниельсен К. Физиология животных. Приспособление и среда. М.: Мир. 1982. Т. 2. С. 421—800.
90. Щелкановцев И. (*Stschelkanowzew I.*) Die Entwicklung von *Cunina proboscidea* Metschn. // Mitteilung. Zool. Stat. Neapol. 1906. Bd 17. S. 433—486.
91. Abramson D. R., Powers A., Rodewald R. Intestinal absorption of immune complexes by neonatal rats: a route of antigen transfer from mother to young // Science. 1979. Vol. 206. P. 567.
92. Adams G. K. Heavy metal intensification of DAB-based RPP reaction product // Journ. Histochem, Cytochem. 1981. Vol. 29. P. 775.
93. Alcolado P., Corvea A., Gonzales A. Variaciones morfológicas internas y externas de los abanicos de mar (*Gorgonia sp.*) y su valor adaptativo // Ciencias biológicas. 1980. N 5. P. 47—56.
94. Allman G. I. A monograph of the Gymnoblasic or Tubularian Hydroids. London. 1871. Vol. 1—2. 450 p.
95. Bedot M. Observations sur les nèmatocystes // Arch. Sci. Phys. Nat. Genève. 1890. T. 22. P. 606—608.
96. Berrill N. J. Developmental analysis of Scyphomedusae // Biol. Rev. 1949. Vol. 24. P. 393—410.
97. Berrill N. J. Development and Medusa-bud formation in the Hydro-medusae // Quart. Review Biol. 1950. Vol. 25. No 3. P. 292—316.
98. Bode H., Dunne I., Heimfield S., Huang L., Javois L., Koizumi O., Westerfield I., Yaross M. Transdifferentiation occurs continuously in adult *Hydra* // Curr Top. Dev. Biol. 1986. Vol. 20. P. 257—280.
99. Boero F. The ecology of marine hydroids and effects of environmental factors: a review // Publ. Stat. Zool. Mar. Ecol. 1984. Vol. 5. N 2. P. 93—118.
100. Bouillon J. Etude monographique du genre *Limnocyda* (Limnomedusae) // Ann. Soc. Roy. Zool. Belg. 1956—1957. T. 87. Fasc. 2. P. 253—500.
101. Bouillon J. Revision de la famille des Ptilocodiidae avec la description d'une nouvelle espèce // Bull. Acad. Roy. Belg. 1967. Ser. 5. T. 53. P. 1106—1131.
102. Bouillon J. Introduction to Coelenterates // Chem. Zool. 1968. T. 2. P. 81—147.
103. Bouillon J. Origine et phylogénèse des Cnidaire et des Hydropolypes — Hydromedusae // Ann. Soc. Roy. Zool. Belg. 1981. T. III. Fasc. 1—4. P. 45—96.
104. Bouillon J. Essai de classification des Hydropolypes — Hydromeduses (Hydrozoa—Cnidaria) // Indo-Malayan Zoology. 1985. T. 1. P. 29—243.
105. Böhm R. Helgoländer Leptomedusae // Jena Zeitschr. Naturwiss. 1878. Bd 12. S. 68.
106. Brock M. A. Ultrastructure studies on the life cycle of a short lived metazoan *Campanularia flexuosa* II. Structure of the old adult // Journ. Ultrastruct. Res. 1970. Vol. 32. P. 118—411.

107. Brooks W. K. The life history of the hydromedusae: a discussion of the origin of the medusae, and the significance of metagenesis // Mem. Boston Soc. Nat. Hist. 1886. Vol. 3. N 12. P 359—430.
108. Burighel P. Peroxidase absorption in the ascidian gut // Journ. Exp. Zool. 1979. Vol. 207. P 131—142.
109. Calder D. R., Peters E. C. Nematocysts of *Chiropsalmus quadrumanus* with comments on the systematic status of the Cubomedusae // Helgoländ. Wiss. Meeresuntersuch. 1975. Bd 27. S. 364—369.
110. Campbell A. K. Intracellular Calcium. N. Y.: Chichester Wiley, 1985. 556 p.
111. Carlgren O. A contribution to the knowledge of the structure and distribution of the cnidae in the Anthozoa // Lunds. Univ. Arsskrift. N. F. Avd. 2. 1940. Vol. 36. P 1—62.
112. Carré C. Le développement larvaire d'*Abylopsis tetragona* Otto, 1823 (Siphonophore, Calycophore, Abylidae) // Cah. Biol. Mar. 1967. T 8. P 185—193.
113. Carré C. Sur le genre *Lilyopsis* Chun, 1885, avec une redescription de l'espece *Lilyopsis rosea* Chun, 1885 (Siphonophore, Prayinae) et une description de la phase calyconula // Cah. Biol. Mar. 1968. T 10. P 71—81.
114. Chapman D. Evolution of the Scyphistoma // The Cnidaria and their evolution. London; N. Y.: Acad. Press., 1966. P. 51—75. (ed. W. J. Rees).
115. Chapman D. Microanatomy of the cubopolyp, *Tripedalia cystophora* (class Cubozoa) // Helgoländ. Wiss. Meeresuntersuch. 1978. Bd 31. S. 128—168.
116. Chapman D., B. Werner. Structure of a solitary and a colonial species of *Stephanoscyphus* (Scyphozoa, Coronatae) with observations on periderm repair // Helgoländ. Wiss. Meeresunters. 1972. Bd 23. S. 393—421.
117. Claus C. Hydroidea // Grundzüge der Zoologie. Marburg; Leipzig 1880. Bd 1. S. 173—1785.
118. Claus C. Über die Entwicklung des Scyphostoma von *Cotylorhiza* und *Chrysaora* // Arb. Zool. Inst. Wien. 1890. Bd 9. S. 1—44.
119. Claus C. Ueber die Entwicklung des Scyphostoma von *Cotylorhiza*, *Aurelia* und *Chrysaora*, sowie über die systematische Stellung der Scyphomedusen // Arb. Zool. Inst. Wien. 1892. Bd 1. S. 85—94.
120. Cormier M. J., Heri K., Karkhanis J. Evidence for similar biochemical requirements for bioluminescence among the coelenterates // Journ. Cell. Physiol. 1973. Vol. 81. P. 291—298.
121. Cutress C. An interpretation of the structure and distribution of the cnidae in Anthozoa // Syst. Zool. 1955. Vol. 4. P. 120—137.
122. David C. N. A quantitative method for maceration of hydra tissue // Roux. Arch. 1973. Vol. 171. P 259—358.
123. De Luca M. A. Bioluminescence and Chemiluminescence (Methods in Enzymology. Vol. LVII). N. Y.: Acad. Press, 1978. 653 p.
124. Deroux G. Un nouveau type de nématocystes rhopaloides (R. Weill 1934): les eurytèles microbasiques (hétérotriches) semiophores // C. R. Acad. Sci. 1966. T 263. P. 760—763.
125. Desser S. S., Paterson W. B. Ultrastructural and cytochemical observations on sporogenesis of *Myxobolus* sp. (Myxosporidia: Myxobolidae) from the common chiner *Notropis cornutus* // Journ. Protozool. 1978. Vol. 25. P. 314—326.
126. Donaldson S. Terminal motility in elongating stolons of *Prorhodactyla flavicirrata* // Amer. Zool. 1974. Vol. 14. P. 735—744.
127. Doumenc D. Aspects morphologiques de la dévagination du spirocyste chez *Actinia equina* L. // Journ. Microscopie. 1971. T 12. P 263—270.
128. Edds K. T. Dynamic aspects of filopodial formation by reorganization of microfilaments // Journ. Cell. Biol. 1977. Vol. 73. P 479—491.
129. Ellinger A., Pavelka M. Colchicine induced tubular-vesicular and cisternal organelle aggregates in absorptive cell of the small intestine of the rat. II. Endocytosis studies // Biol. Bull. Cell. 1986. Vol. 58. P 31—42.
130. England K. W. Robson E. A. A new sea anemone from South Africa (Anthozoa, Ptychodactiaria) // Ann. S. Afr. Mus. 1984. Vol. 94. P. 305—329.
131. Freeman G., Reynolds G. T. The development of bioluminescence in the ctenophore *Mnemiopsis leidy* // Develop. Biol. 1973. Vol. 31. P. 61—70.

132. *Freje H. A.* Zoologie. Jena: Verlag G. Fischer, 1985. 420 s.
133. *Fulton C.* Rhythmic movements in *Cordylophora* // Journ. Cell Comp Physiol. 1963. Vol. 61. N 1. P. 39—51.
134. *Gauthier G. F., Landis S. C.* The relationship of ultrastructure and cytochemical features to absorptive activity in the goldfish intestine // Anat. Rec. 1972. Vol. 172. P. 675—702.
135. *Gegenbaur C.* Zur Lehre von Generationswechsel und der Fortpflanzung bei Medusen und Polypen // Verh. Phys. Med. Ges. Würzburg. 1854. Bd 4. S. 154—221.
136. *Goette A.* Entwicklungsgeschichte der *Aurelia aurita* and *Cotylorhiza tuberculata* // Abh. Entwickl. Tiere. Hamburg und Leipzig 1887. Bd 4. S. 1—79.
137. *Gosse R. H.* British sea-anemones and corals (Actinologia Britannica). London: 1860. 362 p.
138. *Gracham R. C., Karnovsky N. J.* The early stages of absorption in injected horseradish peroxidase in the proximal tubules of the mouse kidney: ultrastructural cytochemistry by a new technique // Journ. Histochem. 1966. Vol. 14. P. 291—302.
139. *Grobber C.* Doliolum und sein Generationswechsels der Acalephen, Cestoden und Trematoden // Arbeit. Zool. Inst. Univers. Wien. 1882. Bd 4 (2). S. 1—98.
140. *Hadži J.* Turbelarijska teorija / Knidarijev // Razpr. Mat. Prirod. Akad. Ljubljana. 1944. T. 3. N 1. 239 s.
141. *Hadži J.* The evolution of the Metazoa. London: Pergamon Press, 1963. 499 p.
142. *Haeckel E.* Die Gastraea-Theorie, die phylogenetische Classification des Thierreiches und die Homologie des Keimblatter // Jena Zeitschr. Naturwiss. 1874. Bd 8. S. 1—55.
143. *Haeckel E.* Metagenesis und Hypogenesis von *Aurelia aurita* // Jena: Verlag G. Fischer, 1881. 36 s.
144. *Hale L. J.* Contractility and hydroplasmic movements in the hydroid *Clytia johnstoni* // Quart. Journ. Microscop. Sci. Vol. 101. Part 3. P. 339—350.
145. *Hale L. J.* Cell movements, cell division and growth in the hydroid *Clytia johnstoni* // Journ. Embryol. Exp. Morphol. 1964. Vol. 12. P. 517—538.
146. *Hand C.* Present state of nematocyst research: types, structure and function // The biology of Hydra. Florida: Univ. Miami Press, 1961. P. 187—202.
147. *Hargitt C. W., Hargitt G. T.* Studies in the development of Scyphomedusae // Journ. Morphol. 1910. Vol. 21. P. 217—262.
148. *Hartog J. C.* Den. Carribean shallow water Corallimorpharia // Zool. Verh. Leiden. 1980. Vol. 176. P. 1—83.
149. *Harvey E. N.* Bioluminescence. N. Y.: Acad. Press, 1952. 649 p.
150. *Hein W.* Untersuchungen über die Entwicklung der *Aurelia aurita* // Zeitschr. Wiss. Zool. 1900. Bd 67. S. 401—438.
151. *Huxley T. H.* A Manual of the Anatomy of Invertebrated Animals. London: 1877. 511 p.
152. *Hyde J. H.* Entwicklungsgeschichte einiger Scyphomedusen // Zeitschr. Wiss. Zool. 1894. Bd 58. S. 531—565.
153. *Hyman L. H.* The Invertebrates. Vol. I. Protozoa through Ctenophora. N. Y. London: McGraw-Hill Book Comp., 1940. 726 p.
154. *Illustrated* trilingual glossary of morphological and anatomical terms applied to Octocorallia. Leiden: 1983. 75 p. (ed. Bayer F. M., Grasshoff M., Verseveldt J.).
155. *Jägersten G.* On the early phylogeny of the Metazoa. The bilaterogastraea theory // Zool. Bidr. Uppsala. 1955. Vol. 30. P. 321—354.
156. *Jägersten G.* Further remarks on the early phylogeny of the Metazoa // Zool. Bidr. Uppsala 1959. Vol. 33. P. 79—108.
157. *Jenings J. B.* Feeding, digestion and assimilation in animals. London: Macmillan Press, 1973. 244 p.
158. *Kinzie R. A.* The zonation of West Indian gorgonians // Bull. Mar. Sci. 1973. N 23. P. 93—155.

159. *Kölliker A.* Icones histological oder Atlas der vergleichenden Gewebelehre. II. Der feinere Bau der höheren Thiere. Von den Geweben der Bindesubstanz. Leipzig: Verlag Engelmann, 1865. S. 87—181.
160. *Kramp P. L.* On development through alternating generations, especially in Coelenterata // Vidensk. Meddr. dansk. naturh. Foren. 1943. Vol. 107 P. 13—32.
161. *Lacassagne M.* Deux nouveaux types de nématocystes astomocnides chez les actinulides (hydrozoaires): les eurytéloldes spirotèles et aspirotèles // C. R. Hebd. Séanc. Acad. Sci., Ser. D. 1968. T. 266. P. 892—894.
162. *Lacassagne M.* Les anisorhizes atriches, nouveau type de nématocystes stomocnides présents chez deux formes d'*Halammohydra* (hydrozoaires, actinulides) // C. R. Hebd. Séanc. Acad. Sci., Ser. D. 1968. T. 266. P. 2090—2092.
163. *Lenhoff H. M.* On the mechanism of action and evolution of receptore associated with feeding and digestion // Coelenterate Biology. N. Y.: Acad. Press, 1974. P. 211—244. (ed. Muscatine L., Lenhoff H. M.).
164. *Lentz T. L.* The cell biology of *Hydra* // North Holland Publ. Comp. Amsterdam: 1966. 199 p.
165. *Leuckart R.* Ueber den Polymorphismus der Individuen oder die Erscheinung der Arbeitstheilung in der Natur. Giessen: 1851. 38 S.
166. *Lunger P. D.* Fine structural aspects of digestions in a colonial hydroid // Journ. Ultrastruct. Res. 1963. Vol. 9. P. 362—380.
167. *Mackie G. O., Mackie G. V.* Systematic and Biological notes on living Hydromedusae from Puget Sound // Nat. Mus. Can. Bull. 1964. Vol. 199. P. 63—84.
168. *Macklin G. O., Westbrook G.* Ionic requirements of transepithelial potentials in isolated cell layers of hydra // Coelenterate ecology and behaviour. Toronto; London, N. Y.: Plenum Press, 1976. P. 715—727 (ed. Mackie G. O.)
169. *Mariscal R. N.* Nematocysts // Coelenterate Biology. N. Y.: Acad. Press, 1974. P. 129—178. (ed. Muscatine L., Lenhoff H. M.).
170. *Mariscal R. N.* Scanning electron microscopy of the sensory epithelia and nematocysts of corals and a corallimorpharian sea anemone // Proc. Second International Coral Reef Symp. Brisbane: Great Barrier Reef Committee, 1974. P. 519—532.
171. *Mariscal R. N.* The elemental composition of nematocysts as determined by x-ray microanalysis // Developmental and cellular biology of Coelenterates. Elsevier, North Holland: Biomedical Press, 1980. P. 337—342.
172. *Mariscal R. N.* Cnidaria / Cnidae // Biol. Integument. Berlin: Springer Verlag, 1984. Vol. 1. P. 57—68.
173. *Mariscal R. N., Lenhoff H. M.* Effect of a disulfide reducing agent on coelenterate nematocyst capsules // Experientia. 1969. Vol. 25. P. 330.
174. *Mariscal R. N., Mc Lean R. B.* The form and function of cnidarian spirocysts. 2. The ultrastructure of the capsule tip and wall and mechanism of discharge // Cell Tissue Res. 1976. Vol. 169. P. 313—321.
175. *Mariscal R. N., Bigger C. H., Mc Lean R. B.* The form and function of cnidarian spirocysts. I. Ultrastructure of the capsule exterior and relationship to the tentacle sensory surface // Cell Tissue Res. 1976. Vol. 168. P. 465—474.
176. *Mariscal R. N., Conclin E. J., Bigger C. H.* The ptychocyst, a major new category of cnida used in tube construction by a cerianthid anemone // Biol. Bull. 1977. Vol. 152. P. 392—405.
177. *Mariscal R. N., Conclin E. J., Bigger C. H.* The putative sensory receptors associated with the cnidae of cnidarians // Scanning electron microscopy. 1978. Vol. 11. P. 959—966.
178. *Mariscal R. N., Mc Lean R. B., Hand C.* The form and function of cnidarian spirocysts. 3. Ultrastructure of the thread and the function of spirocysts // Cell Tissue Res. Vol. 178. P. 427—433.
179. *Mc Kanna J. A.* Cyclic membrane flow in the ingestive-digestive system of peritrich protozoans // Journ. Cell Sci. 1973. Vol. 13. P. 677—686.
180. *McMurrich J. P.* The development of *Cyanea arcifera* // Amer. Natur. 1891. Vol. 25. P. 321—327.
181. *Mergner H.* Unsere Kenntnisse über Bau und Funktion der Nesselzellen bei Hydroiden // Natur Mus. 1964. Bd 94. S. 15—32.

182. *Morin J. G.* Coelenterate bioluminescence // Coelenterate Biology. N. Y. Acad. Press. 1974. P. 397—438. (ed. Muscatine L., Lenhoff H. M.).
183. *Morin J. G.* Probable function of bioluminescence in the pennatulacea // Coelenterate ecology and behaviour Toronto; London; N. Y.: Acad. Press, 1976. P. 629—636.
184. *Morin J. G., Cooke I. M.* Behavioural physiology of the colonial hydroid *Obelia*: III. Characteristics of the bioluminescent system // Journ. Exp. Biol. 1971. Vol. 54. P. 723—735.
185. *Morin J. G., Hastings J. W.* Biochemistry of the bioluminescence of colonial hydroids and other coelenterates // Journ. Cell. Physiol. 1971. Vol. 77. P. 305—312.
186. *Morin J. G., Reynolds G. T.* Luminescence and related fluorescence in coelenterates // Biol. Bull. 1970. Vol. 139. P. 430—431.
187. *Nathanson D. L.* The relationship of regeneration ability to the regression of the hydranth of *Campanularia* // Biol. Bull. 1955. Vol. 109. P. 350.
188. *Nevorotin A. I.* Coated vesicles in different cells types: some functional implication // Coated vesicles. Cambridge: Univ. Press, 1980. P. 25—54. (ed. Ockelford C. J., Whyte A.).
189. *Nicol J. A. C.* The regulation of light emission in animals // Biol. Rev. 1950, vol. 35, N 1. P. 1—42.
190. *Orr J., Thorpe J. P., Carter M. A.* Biochemical genetic confirmation of the asexual reproduction of brooded offspring in the sea anemone *Actinia equina* // Mar. Ecol. 1982. Vol. 7. P. 227—229.
191. *Östman C.* Two types of nematocysts in Campanulariidae (Cnidaria, Hydrozoa) studied by light and scanning electron microscopy // Zool. Scr. 1979. Vol. 8. P. 5—12.
192. *Östman C.* Nematocysts in the *Phialidium* medusae of *Clytia hemisphaerica* (Hydrozoa, Campanulariidae) studied by light and scanning electron microscopy // Zoon. 1979. Vol. 7. P. 125—142.
193. *Petersen K. W.* Development of Coloniality in Hydrozoa // Biol. and Systematics of Colonial Organisms. London. N. Y.: Acad. Press, 1979. P. 105—139. (ed. Larwood G., Rosen B. R.).
194. *Ralph P. M.* *Tetraplatia*, a coronate scyphomedusen // Proc. Roy. Soc. 1960. Ser. B. Vol. 152. N 947. P. 263—280.
195. *Rees W. J.* Evolutionary trends in the classification of capitate hydroids and medusae // Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. Zool. 1957. Vol. 4. N 9. P. 455—534.
196. *Rees W. J.* The evolution of the Hydrozoa // The Cnidaria and their evolution. London, N. Y.: Acad. Press, 1966. P. 199—222 (ed. Rees W. J.).
197. *Reimann-Zürneck K.* *Sagartia troglodytes* (Anthozoa). Biologie und Morphologie einer schlickbewohnenden Actinie // Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremenhaven, 1969. Bd 12. S. 169—230.
198. *Remane A.* *Halammohydra*, ein eigenartiges Hydrozoon der Nord- und Ostsee // Zeitschr. Morphol. Ökol. Tiere. 1927. Bd 7. N 4. S. 643—677.
199. *Revel J. P., Karnovsky M. J.* Hexagonal array of subunits in intercellular junctions of the mouse heart and liver // Journ. Cell Biol. 1967. Vol. 33. P. 7.
200. *Reynolds G. T.* Image intensification applied to biological problems // Quart. Rev. Biophys. 1972. Vol. 5. P. 295—347.
201. *Riedl R.* Water movement. 5. 3. Animals // Mar. Ecol. A comprehensive integrated treatise on life in oceans and coastal waters. London. 1971. Vol. I. P. 1123—1156. (ed. Kinne O.).
202. *Rifkin J., Endean R.* The structure and function of the nematocysts of *Chironex fleckeri* Southcott, 1956 // Cell Tissue Res. 1983. Vol. 233. P. 563—577.
203. *Robertson A.* Waves propagated during vertebrate development observation and comments // Journ. Embryol. exp. Morph. 1979. Vol. 50. P. 155—167.
204. *Rose R. G., Burnett A. L.* An electron microscopic and histochemical study of secretory cell in *Hydra viridis* // Wilhelm Roux. Arch. Entwicklungsmech. Organismen. 1968. Vol. 161. P. 192—216.
205. *Russel F. S.* On the nematocysts of hydromedusae // Journ. Mar. Biol. Ass. U. K. 1939. Vol. 23. P. 347—359.

206. *Saint-Hilaire K.* Morphogenetische Untersuchungen die nichtzellularen Gebilde bei Tieren // Zool. Jahrb. Abt. Allg. Zool. Physiol. Tiere. 1930. Bd 47 S. 512—622.

207. *Sars M.* Fauna littoralis Norvegiae I. Über die Fortpflanzungsweise der Polypen. Christiania, 1846. S. 1—94.

208. *Schaap P., Pinas J. E., Mei Wang.* Patterns of cell differentiation in several cellular slime molds species // Develop. Biol. 1985. Vol. III. P. 51—61.

209. *Schmidt H.* Die Nesselkapseln der Aktinien und ihre differentialdiagnostische Bedeutung // Helgoländ. Wiss. Meeresuntersuch. 1969. Bd 19. S. 284—317

210. *Schmidt H.* Die Nesselkapseln der Anthozoen und ihre Bedeutung für die phylogenetische Systematik // Helgoländ. Wiss. Meeresuntersuch 1972. Bd 23. S. 422—458.

211. *Schmidt H.* Prodrömus zu einer Monographie der mediterranen Aktinien // Zoologica Stuttgart, 1972. Hf. 121. S. 1—146.

212. *Schmidt H.* On evolution in the Anthozoa // Proc. Second International Coral Reef Symp. Brisbane: Great Barrier Reef Committee, 1974. P 533—560.

213. *Schmidt T. Cn. David.* Gland cells in hydra cell cycle kinetics und development // Journ. Cell Sci. 1986. Vol. 85. P 197—215.

214. *Schulze P.* Bestimmungstabellen der deutschen Hydraarten // Sitzber. Ges. Naturf. Fr Berlin, 1914. Bd 9. S. 397—398.

215. *Schulze F.* Cnidaria. Nesseltiere // Biol. Tiere Deutschlands. Lief. I. Teil 3. Berlin: Verlag Gebrüder Borntraeger, 1922. S. 1—31.

216. *Seifert R.* Die Nesselkapseln der Zoantharien und ihre differentialdiagnostische Bedeutung // Zool. Jahrb. Abt. Syst. 1928. Bd 55. Hf. 3. S. 419—500.

217. *Sembrat K.* Experimental analysis of the early developmental stages of the sea anemone *Sagartia leucolena* // Verr. Zool. Polon. 1956. Bd 7. S. 129—153.

218. *Skaer R. J.* The secretion and development of nematocysts in a siphonophore // Journ. Cell Sci. 1973. Vol. 13. P 371—393.

219. *Skaer R. J., Picken L. E. R.* The structure of the nematocysts thread and the geometry of discharge in *Corynactis viridis* Allman // Phil. Trans. Roy. Soc. (B). 1965. Vol. 250. P 131—164.

220. *Slauterback D. R.* Coated vesicles in absorbtive cells of *Hydra* // Journ. Cell Sci. 1967 Vol. 2. P 563—572.

221. *Smith F.* Gastrulation of *Aurelia flavidula* // Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. 1891. Vol. 22. P. 115—124.

222. *Snowdowne K. W.* The effect of stretch on sarcoplasmic free calcium of frog skeletal muscle at rest // Biochim. Biophys. acta: «Biomembranes». 1986. 862 (M 143). N 2. P 441—444.

223. *Southcott R. V.* Revision of some Carybdeidae (Scyphozoa: Cubomedusae) including a description of the jellyfish responsible for the «Irukandji Syndrome» // Austral. Journ. Zool. 1967. Vol. 15. P. 651—671.

224. *Spangenberg D. B.* New observations on *Aurelia* // Trans. Amer. Microsc. Soc. 1964. Vol. 83. P 448—455.

225. *Spaulding J. G.* Embryonic and larval development in sea anemones (Anthozoa: Actiniaria) // Development. Biology of the Cnidaria. Amer. Zool. 1974. Vol. 14. P. 511—520.

226. *Steenstrup J.* Über den Generationswechsel, oder die Fortpflanzung und Entwicklung durch abwechselnden Generationen. Kopenhagen, 1842. S. 1—140.

227. *Steinberg S. N.* The regeneration of whole polyps from ectodermal fragments of scyphistoma larvae of *Aurelia aurita* // Biol. Bull. 1963. Vol. 124. N 3. P. 337—343.

228. *Stephenson T. A.* On the nematocysts of sea anemones // Journ. Mar. Biol. Ass. U. K. 1929. Vol. 16. P 173—201.

229. *Stern C. D.* A simple model for early morphogenesis // Journ. Theor. Biol. 1984. Vol. 107 P 229—242.

230. *Straus W.* Occurens of phagosomes and phagolysosomes in different segment of the nephron in relation to the reabsorbtion, transport and digestion and extrusion of intravenously injected horseradish peroxidase // Journ. Cell Biol. 1964. Vol. 21. P 295—308.

231. *Swedmark B., Teissier C.* Organisation et developpement des *Halammohydra* (Hydrozoaires) // C. R. Acad. Sci. Paris. 1957. T 244. N 4. P 501—504.
232. *Swedmark B., Teissier G.* *Halammohydra vermiciformis* n. sp. et la famille des Halammohydrae Remane // Bull. Soc. Zool. France. 1957 T 82. N 1. P 38—49.
233. *Swedmark B., Teissier G.* The actinulida and their evolutionary significance // The Cnidaria and their evolution. London; N. Y.: Acad. Press, 1966. P. 119—133. (ed. Rees W. J.).
234. *Tardent P.* Coelenterata, Cnidaria // Morphogenese der Tiere. Jena: G. Fischer Verlag, 1978. S. 69—415.
235. *Tardent P., Holstein T., Weber J., Klug M.* The morphodynamics and actions of stenotele nematocysts in *Hydra* // Arch. Sci. 1985. Vol. 38. P. 401—418.
236. *Teissier G.* La croissance embryonnaire de *Chrysaora hysocella* (L.) // Arch. Zool. Exp. Gen. 1929. T 69. P. 137—142.
237. *Thacher H. F.* Absorption of the hydranth in hydroid polyps // Biol. Bull. 1903. Vol. 5. P 295—303.
238. *Toppe O.* Untersuchungen über Bau und Funktion der Nesselzellen der Cnidarier. I. Der feinere Bau der Nesselzellen sowie systematische Beiträge zur Kenntnis des Genus *Hydra* // Zool. Jahrb. (Morph.). 1910. Bd 29. S. 191—280.
239. *Totton A. K.* Studies on *Physalia physalis* (L.). Part I. Natural history and morphology // Discovery Rep. 1960. Vol. 30. P 301—367.
240. *Totton A. K.* A Synopsis of the Siphonophora // Brit. Mus. (Nat. Hist.). 1965. 230 p
241. *Uchida T.* The Systematic Position of the Hydrozoa // Japan Journ. Zool. 1963. Vol. 14. N 1. P 1—14.
242. *Utinomi H.* On some alcionarians from the West-Pacific islands (Palau, Ponape, Bonins) // Publ. Seto Mar. Biol. Lab. 1956. Vol. 5. N 2. P. 479—487.
243. *Welder E.* Ökologische Untersuchungen an Hydroiden des Felslitorals von Santa Marta (Kolumbien) // Helgoländ. Wiss. Meeres untersuch. 1975. Bd 27. N 3. S. 324—363.
244. *Weil R.* Contribution à l'étude des Cnidaires et le leurs nematocysts // Trav. Stat. Zool. Wimereux. 1934. Parts 10—11. P 1—701.
245. *Weill R.* Une nouvelle catégorie de nematocystes: existence, chez *Apolemia uvaria* Eschsch, de nematocystes birhopaloides // C. R. Hebd. Seanc. Acad. Sci. 1964. T. 258. P 4343—4344.
246. *Werner B.* Die Nesselcapseln der Cnidaria, mit besonderer Berücksichtigung der Hydrida. I. Klassifikation und Bedeutung für die Systematik und Evolution // Helgoländ. Wiss. Meeresuntersuch. 1965. Bd 12. S. 1—39.
247. *Werner B.* Neue Beiträge zur Evolution der Scyphozoa und Cnidaria // Acta salmant (Cienc.). 1971. N 36. S. 223—224.
248. *Werner B.* New Investigations on Systematics and evolution of the Class Scyphozoa and the phylum Cnidaria // Publ. Seto Mar. Biol. Lab. 1973. Vol. 20. P. 35—61.
249. *Werner B.* Bau und Lebensgeschichte des Polypen von *Tripedalia cystophora* (Cubozoa, class nov., Carybdeidae) und seine Bedeutung für die Evolution der Cnidaria // Helgoländ. Wiss. Meeresuntersuch. 1975. Bd 27 S. 461—504.
250. *Werner B.* Stamm Cnidaria, Nesseltiere // Lehrbuch der Speziellen zoologie. Jena: G. Verlag Fischer, 1984. Bd I. Teil 2. S. 11—305.
251. *Westblad E.* Neue Beobachtungen über *Protohydra* // Zool. Anz. 1935. Bd III. S. 152—158.
252. *Westfall J. A.* Nematocysts of the sea anemone *Metridium* // Amer. Zool. 1965. Vol. 5. P. 377—393.
253. *Westfall J. A.* The differentiation of nematocysts and associated structure in the Cnidaria // Zeitschr. Zellforsch. Mikrosk. Anat. 1966. Bd 75. S. 381—406.
254. *Wietrzykowski W.* Recherches sur le developpement de l'*Edwardsia beautempsii* // Bull. Intern. Acad. Crakovie Cl. Sci. Math. Natur. Ser. B. 1914. N 7. P. 782—816.
255. *Will L.* Die Klebkapseln der Aktinien und der Mechanismus ihrer Entladung // Sber. Abh. Naturf. Ges. Rostock. 1909. Bd I. S. 65—103.

256. Willicham M. C., Pastan J. Endocytosis and exocytosis current concepts of vesicle troffic in animal cell // Int. Rev. Cytol. 1984. Vol. 92. P. 51—85.

257. Wilson E. B. Development of *Renilla* // Phil. Trans. Roy. Soc. L. 1883. Vol. 174. P. 723—815.

258. Wood R. L. Intercellular attachment in the epithelium of *Hydra* as revealed by electron microscopy // Journ. Biophys. Biochem. Cytol. 1959. Vol. 6. P. 343—348.

259. Wulpert J. Embrionalentwicklung von *Gonothyrea loveni* Allm. // Zeitschr. Wiss. Zool. 1902. Bd 71. S. 296—326.

260. Wyttenbach C. R. The dinamics of stolon elongation in the hydroid *Campanularia flexuosa* // Journ. Exp. Zool. 1968. Vol. 167. N 3. P. 333—352.

261. Wyttenbach C. R. Genetic variations in the mode of stolon growth in the hydroid *Campanularia flexuosa* // Biol. Bull. 1969. Vol. 137 P. 547—556.

262. Wyttenbach C. R. The role of hydroplasmic pressure in stolon growth movements in the hydroid *Bougainvillia* // Journ. Exp. Zool. 1973. Vol. 186. N 1. P. 79—90.

263. Wyttenbach C. R. Cell movements associated with terminal growth in colonial hydroids // Amer Zool. 1974. Vol. 14. P. 699—717.

264. Wyttenbach C. R., Crowell S., Suddith R. L. The cyclic elongation of stolons and uprights in the hydroid *Campanularia* // Biol. Bull. 1965. Vol. 129. P. 429.

265. Yamaguchi M., Hartwick R. Early life history of the Sea Wasp *Chironex fleckeri* (Class Cubozoa) // Developmental and Cellular Biology of Coelenterates. Amsterdam N. Y.; Oxford: Elsevier/North-Holland Biomedical Press, 1980. P. 11—16 (ed. Tardent P. Tardent R.).

266. Zoja R. Alcune ricerche morphologishe et fisiologishe suN'*Hydra* // Boll. Sci. 1891. T 13. P. 1—20.

СОДЕРЖАНИЕ

Колтун В. М., Степаньянц С. Д. Предисловие	3
Раздел 1. Губки, <i>Porifera</i>	
Анакина Р. П. Начальные стадии оплодотворения баренцевоморской губки <i>Leucosolenia complicata</i> Montagu (<i>Calcispongia</i> , <i>Leucosoleniida</i>)	8
Ересковский А. В., Семенова М. М. Видовой состав и некоторые особенности экологии беломорских эпибионтных губок	12
Ефремова С. М. Происхождение половых клеток и проблема «зародышевого пути» у губок	17
Ефремова С. М., Суходольская А. Н., Алексеева Н. П. Дуализм строения корешковой системы кинетосом жгутиковых клеток личинки и хоаноцитов у губок	22
Колтун В. М. Развитие индивидуальности и становление индивида у губок	24
Короткова Г. П. Своеобразие организации и типов развития губок	34
Литература	41
Раздел 2. Стрекающие, <i>Cnidaria</i>	
Белоусов Л. В., Лабас Ю. А., Казакова Н. И., Баденко Л. А. Ростовые пульсации у гидроидных полипов	47
Боженова О. В. Современные представления о классификации стрекательных капсул <i>Cnidaria</i>	57
Боженова О. В., Гребельный С. Д., Степаньянц С. Д. Возможные пути эволюции стрекательных капсул <i>Cnidaria</i>	71
Гребельный С. Д. Косвенные доказательства существования в жизненном цикле низших беспозвоночных бесполого «спороносящего» поколения	75
Кауфман Э. С. О жизненных циклах так называемых метагенетических книдарий	80
Косевич И. А. Взаимодействие локальных и общеколониальных процессов во время роста колонии гидроидов <i>Obelia loveni</i> (Allm.)	85
Летунов В. Н., Высоцкий Е. С. Биолюминесценция книдарий и гребневиков	90
Макаренкова Е. П. Питание колониальных гидрополипов: поглощение пероксидазы хрена клетками гастродермы <i>Obelia loveni</i> (<i>Campanulariidae</i> , <i>Hydrozoa</i>)	94
Малютин О. И., Марфенин Н. Н. Выбор показателей для изучения воздействия перемещения воды на гидроидов	98
Марфенин Н. Н. Функционирование распределительной системы в колонии у гидроидов: новый метод и факты	103
Полтева Д. Г., Донаков В. В., Маркова Л. Г. Морфогенезы и клеточные процессы у гидроидных полипов <i>Obelia loveni</i> и <i>Clava multicornis</i>	111
Райкова Е. В. К вопросу о систематическом положении <i>Polypodium hydriiforme</i> Ussov (<i>Cnidaria</i>)	116
Серавин Л. Н. Альтернативные пути развития на ранних этапах эмбриогенеза у некоторых кишечнополостных	123

Слепкова Н. В. К созданию структурной классификации склеритов Octocorallia (Cnidaria, Anthozoa)	126
Степаньянц С. Д. Происхождение Cnidaria и возможный путь эволюции Hydrozoa	130
Литература	144
Рефераты	159

ГУБКИ И КНИДАРИИ

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И ПЕРСПЕКТИВЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Сборник научных трудов

Утверждено к печати
редакционно-издательским советом
Зоологического института АН СССР
План 1988 г.

Редактор Т. А. Асанович
Художник С. Е. Станкевич
Технический редактор Г. С. Гененрайх

Подписано к печати 9.03.88. М-38068. Формат 60×90¹/₁₆. Гарнитура литературная.
Печать офсетная. Бумага тип. Печ. л. 10,5+0,75 вкл. Уч.-изд. л. 9,25+0,75 вкл.
Тираж 600 экз. Заказ 698. Цена 1 р. 70 к.

Зоологический институт АН СССР, 191034, Ленинград, Университетская наб., 1
ПО-3 Ленуприздата, 191104, Ленинград, Литейный пр., 55

УДК 593.461:591.313

Начальные стадии оплодотворения баренцевоморской губки *Leucosolenia complicata* Montagu (*Calcispongia*, *Leucosolenia*). Анакина Р. П. // Губки и книдарии. Современное состояние и перспективы исследований. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1988. С. 8—12.

На световом и ультраструктурном уровнях изучены начальные стадии оплодотворения у баренцевоморской губки *Leucosolenia complicata* Montagu. Эта губка является унисексуальным гермафродитом по типу андромонойкии. В период вителлогенеза из хоаноцитов губки, расположенных над ооцитами, формируется комплекс вспомогательных клеток. В период, предшествующий оплодотворению, любая клетка этого комплекса может захватывать спермий и на месте превращаться в клетку-носительницу. Преобразование поглощенного спермия в спермиоцисту связано с быстрым обособлением ядра спермия от белковой капсулы, синтезированной в период спермиогенеза. Этот процесс сопровождается гипертрофией клетки-носительницы, накоплением в ее цитоплазме суданофильных включений, а также исчезновением ядра как морфологически видимого образования. Оплодотворение начинается с проникновения в цитоплазму ооцита белковой капсулы, после чего происходит перемещение ядра спермия в ооцит. *Ил. 2.*

УДК 593.4:591.5:568.46

Видовой состав и некоторые особенности экологии беломорских эпибионтных губок. Ересковский А. В., Семенова М. М. // Губки и книдарии. Современное состояние и перспективы исследований. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1988. С. 12—17

Изучен видовой состав и распределение беломорских эпибионтных губок, обитающих на двустворчатых моллюсках (*Modiolus modiolus*, *Mytilus edulis*, *Chlamys islandicus*, *Elliptica elliptica*), усоногих раках (*Balanus balanus*, *B. crenatus*), асцидиях (*Boltenia echinata*, *Styela rustica*) и на гидроидных полипах. Всего обнаружены 29 видов губок. Основными эпибионтами оказались представители класса Demospongiae, среди которых преобладают виды из отряда Poecilosclerida (61%). Отмечена зависимость между определенными организмами-субстратами и представителями отдельных таксономических групп губок. Большинство видов демоспонгий, комковидных в обычных условиях существования, при переходе к эпибиозу на моллюсках и баянусах становятся корковыми. Соотношение корковых губок и комковидных в среднем 7:3. Максимальному обрастанию губками подвергаются животные, обитающие на глубинах от 10 до 25 м. Изучена зависимость частоты встречаемости эпибионтов от длины раковины 3 видов моллюсков (*M. modiolus*, *M. edulis*, *E. elliptica*). *Ил. 3, табл. 1.*

УДК 593.4

Происхождение половых клеток и проблема «зародышевого пути» у губок. Ефремова С. М. // Губки и книдарии. Современное состояние и перспективы исследований. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1988. С. 17—22.

Приведен обзор литературных и собственных данных о происхождении половых клеток у губок. Наиболее убедительны те, которые свидетельствуют о хоанотном происхождении мужских и женских гамет. Высокая степень соматической дифференциации хоаноцитов в сравнении с предшественниками гамет у книдарий не позволяет считать хоаноцит носителем протекторной «зародышевой» плазмы, полученной им в наследство от яйцеклетки. Развитие половой клетки из хоаноцита рассматривается как явление трансдифференциации последнего. Стимулы ее пока еще не известны.

Дуализм строения корешковой системы кинетосомы жгутиковых клеток личинки и хоаноцитов у губок. Ефремова С. М., Суходольская А. Н., Алексеева Н. П. // Губки и книдарии. Современное состояние и перспективы исследований. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1988. С. 23—24.

Корешковая система кинетосомы жгутика поверхностных клеток личинки губок представлена не микротрубочками, как у хоаноцитов губок и у хоанофлагеллят, а пучками микрофиламентов. Дуализм в строении корешковой системы жгутиковых клеток губок не дает оснований для противопоставления губок другим Metazoa. *Ил. 2.*

Развитие индивидуальности и становление индивида у губок. Колтун В. М. // Губки и книдарии. Современное состояние и перспективы исследований. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1988. С. 24—34.

Дается краткое определение понятий «индивидуальность» и «индивид». Подчеркивается особая природа губок, требующая рассмотрения наблюдаемых явлений прежде всего и главным образом в развитии, с позиций признания необычайного их динамизма. Отмечается, что индивидуальность губок очень слаба и варьирует от крайне низкого уровня, когда она обнаруживается в зачаточном виде, вплоть до состояний, позволяющих говорить о наличии у них индивидов и колоний. Делается вывод, что эта группа организмов все еще переживает необычайно затянувшийся период начального развития индивидуальности и становления индивида, т. е. односклюмной губки. Объясняется это тем, что децентрализованный принцип жизненных отправлений, свойственный губкам, не стимулирует, а, наоборот, тормозит, даже блокирует общее прогрессивное развитие их индивидуальности. *Ил. 2.*

Своеобразие организации и типов развития губок. Короткова Г. П. // Губки и книдарии. Современное состояние и перспективы исследований. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1988. С. 34—40.

Губки обладают зачаточным ткане- и органообразованием. Усложнение их анатомической организации происходило неоднократно на основе полимеризации структурно-функциональных единиц различного конструктивного ранга. Отсутствие у губок гастродермы и кишечной паренхимы ставит под сомнение необходимость выделения в эмбриогенезе стадии гастрюляции и использования понятий «эктодерма» и «энтодерма». На примере асконоидных известковых губок показаны корреляции между типами гамето- и эмбриогенеза с особенностями ростовых процессов и механизмов формирования колоний и кормусов. При инициации половой репродукции зоны деления или почкования становятся временными гонадами; гистобласты трансформируются в гонии, а дифференцированные производные гистобластов — во вспомогательные клетки. В эмбриогенезе прослеживаются черты сходства с бластогенезом. *Ил. 2.*

Ростовые пульсации у гидроидных полипов. Белоусов Л. В., Лабас Ю. А., Казакова Н. И., Баденко Л. А. // Губки и книдарии. Современное состояние и перспективы исследований. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1988. С. 47—57

Статья содержит обзор данных по морфогенетической роли и цитофизическим механизмам ростовых пульсаций (РП) у гидроидных полипов. Клеточные основы РП состоят в периодической вакуолизации — девакуолизация верхушечных клеток, сопряженных с их реориентациями. Отмечена прямая корреляция между формой зачатков и формой «профилей» РП. Приводятся данные в пользу того, что основным исполнительным механизмом РП являются осмотические силы.

Поле восходящего внешнего постоянного тока («—» у верхушки побега) стабилизирует РП на фазе подъема, а поле нисходящего тока — на фазе спуска. На фазе подъема зарегистрирована минимальная, на фазе спуска — максимальная концентрация внутриклеточного свободного Ca^{2+} . Предлагается схема ионно-осмотической регуляции РП. *Ил. 2.*

УДК 591.4:593.5

Современные представления о классификации стрекательных капсул Cnidaria. Боженова О. В. // Губки и книдарии. Современное состояние и перспективы исследований. Л. Зоол. ин-т АН СССР, 1988. С. 57—71.

На основании анализа литературы и исследования нематоцист более чем у 70 видов — представителей всех классов Cnidaria, показано, что наиболее широко употребляемая в настоящее время система нематоцист Вейла (Weill, 1934) нуждается в перестройке. Признается необоснованным разделение всех стрекательных капсул на нематоцисты, спироцисты и птихоцисты. Предлагается расформировать группу астомокнид, объединяющую несходные морфологически и не связанные общим происхождением книды. Показано, что биропалоиды Вейла должны быть отнесены к гаплонемам и могут иметь 3 расширения трубки. Их название изменено на «булофоры». Категории мастигофоров и амастигофоров заменены рабдоидами. Классификация нематоцист Anthozoa отделена от таковой остальных классов. *Ил. 5, табл. 3.*

УДК 593.5:575.83

Возможные пути эволюции стрекательных капсул Cnidaria Боженова О. В., Гребельный С. Д., Степаньянц С. Д. // Губки и книдарии. Современное состояние и перспективы исследований. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1988. С. 71—74.

Высказывается оригинальное суждение о пути преобразований стрекательных капсул в ходе эволюции. Стрекательная капсула, несущая трубку с шипами, возникла на ранних этапах эволюции Cnidaria, еще до отделения Anthozoa от протокнидарий. Дальнейшее развитие книдома шло независимо у Anthozoa, с одной стороны, и у Scyphozoa, Cubozoa и Hydrozoa, с другой. И в том, и в другом стволах прослеживаются две основные тенденции преобразований нематоцист: 1) дифференциация вооружения и подразделение трубки на рукоятку и нить, 2) вторичная редукция вооружения. *Ил. 1.*

УДК 591.166.5:593.4:593.5

Косвенные доказательства существования в жизненном цикле низших беспозвоночных бесполого «спороносящего» поколения. Гребельный С. Д. // Губки и книдарии. Современное состояние и перспективы исследований. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1988. С. 75—80.

На основании анализа литературных данных по биологии *Actinia equina*, *Polypodium hydriforme* и некоторых известковых губок высказывается предположение о возможности существования в жизненном цикле некоторых низших беспозвоночных бесполого спороносящего поколения.

УДК 593.3:591.3

О жизненных циклах так называемых метагенетических книдарий. Кауфман З. С. // Губки и книдарии. Современное состояние и перспективы исследований. Л. Зоол. ин-т АН СССР, 1988. С. 80—85.

Жизненный цикл гидрозоев, сцифозоев и кубозоев неправомерно разделяется на две чередующиеся и взаимопротивопоставляемые генерации — полипоидную и медузоидную. Обосновывается несостоятельность такого подразделения. Предлагается рассматривать жизненный цикл этих групп как состоящий из последовательных периодов развития — эмбрионального, постэмбрионального и дефинитивного, как у всех остальных многоклеточных животных.

Взаимодействие локальных и общеколонимальных процессов во время роста колонии гидроида *Obelia loveni* (Allm.) Косевич И. А. // Губки и книдарии. Современное состояние и перспективы исследований. Л. Зоол. ин-т АН СССР, 1988. С. 85—90.

Выделены три основных локальных процесса (ЛП), определяющих прирост колонии гидроида *Obelia loveni* (Allm.): рост имеющихся вершущек роста (ВР) побегов и столонов, ветвление или появление новых ВР и рассасывание побегов, гидроризы и гидрантов (Г). Все три ЛП связаны с балансом пищи и клеток колонии. В процессе роста ВР столонов происходит потребление клеточного материала. Скорость роста ВР столонов влияет на частоту появления новых побегов, т. е. на увеличение числа ВР и скорость прироста числа Г в колонии. Рост побегов в первую очередь определяет увеличение числа Г. Ветвление оказывается одним из самых действенных механизмов, регулирующих баланс клеток в колонии и увеличивающих вероятность получения колонией большего количества пищи. Рассасывание побегов и столонов уменьшает затраты на поддержание жизнедеятельности значительных участков ценозарка и одновременно увеличивает приток клеток в колонии. Рассасывание Г как увеличивает баланс клеток в колонии, так и уменьшает возможность получения пищи. Приведенные примеры достаточно убедительно свидетельствуют в пользу взаимодействия ЛП через интегральный прирост колонии. Ил. 1, табл. 1.

Биоллюминесценция книдарий и гребневиков. Летунов В. Н., Высоцкий Е. С. // Губки и книдарии. Современное состояние и перспективы исследований. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1988. С. 90—93.

Дан обзор люминесцирующих видов книдарий и гребневиков. Рассмотрен характер локализации светоизлучающих клеток — фотоцитов. Подчеркнуто, что у колониальных гидроидов существуют два типа распределения фотоцитов по телу колонии. Рассмотрена динамика координированного люминесцентного ответа отдельной ветки *Obelia longissima* при ее стимуляции импульсами электрического тока. Выдвинуто предположение о том, что в ветвях колоний этого вида гидроидов механизм координации светового ответа и механизм, обеспечивающий синхронное высвечивание кластеров фотоцитов, пространственно разнесены.

Питание колониальных гидрополипов: поглощение пероксидазы хрена клетками гастродермы *Obelia loveni* (Campanulariidae, Hydrozoa). Макаренко Е. П. // Губки и книдарии. Современное состояние и перспективы исследований. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1988. С. 94—98.

Изучалась абсорбция белков колониальным полипом *Obelia loveni* методом электронной цитохимии с использованием в качестве маркера пероксидазы хрена (ПХ). ПХ инъецировалась с помощью микропипетки в гастральную полость. После инъекций кусочки колоний фиксировались на определенных сроках и подготавливались к электронной микроскопии с помощью методик Адамса, Грахама и Карновского для демонстрации ПХ активности.

Поглощение ПХ имело место только в пищеварительных и белкосинтезирующих клетках. В слизистых клетках следов поглощения ПХ не обнаружено. На коротких сроках (10 — 0 с, 15 мин) в пищеварительных клетках ПХ поглощается пиноцитозными впячиваниями апикальной плазмалеммы и, вероятно, локализуется в дисковидных везикулах и гладких пузырьках. На больших сроках (30 — 60 мин) ПХ обнаруживается в макровезикулах, вакуолях, мезоглее и в межклеточном пространстве между гастродермальными и эпидермальными клетками, а также в микровезикулах, вблизи латеральной цитоплазмы пищеварительных клеток. Возможно, что макровезикулы, вакуоли, мезоглея являются важными звеньями межклеточного транспорта и пищеварения. Ил. 2.

Выбор показателей для изучения воздействия перемещения воды на гидроидов. Малютин О. И. Марфенин Н. Н. // Губки и книдарии. Современное состояние и перспективы исследований. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1988. С. 98—103.

С помощью макрофото- и киносъемки изучали воздействие потока воды регулируемой скорости (0.03—0.29 м/с) на колонии 9 видов гидроидов с целью определения перспективных показателей их реакции на движение воды. Усиление течения приводит к уменьшению объема пространства, охватываемого колонией, из-за того, что побеги прижимаются потоком к субстрату, а их боковые ветви — к стволу. Гидранты на сильном течении не могут удерживать щупальца в ловчем положении, и они вытягиваются по течению. Поток воды вызывает раскачивание побегов, частота которого возрастает по мере усиления течения. Предполагается, что именно эти последствия осложняют захват добычи гидрантами. Выявлены различия в пороговых скоростях течения среди исследованных видов, при которых перечисленные последствия начинают проявляться. Делается вывод, что указанные выше показатели наиболее перспективны для изучения влияния движения воды на гидроидов *Ил. 1.*

Функционирование распределительной системы в колонии у гидроидов: новый метод и факты. Марфенин Н. Н. // Губки и книдарии. Современное состояние и перспективы исследований. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1988. С. 103—111.

Предлагается новый метод количественного изучения функционирования распределительной системы пульсаторно-перистальтического типа у гидроидов. Для этого необходимо в течение не менее часа регулярно (каждые 30 с) измерять скорость течения гидроплазмы (ГПТ) в колонии, отмечая его направление. С помощью этого метода выяснено для *Obelia loveni*, что резкая смена температуры приводит к изменению характера ГПТ: периодичности и скорости течения. Осушение колонии на 3 мин оказывает меньшее действие на ГПТ, которое тем не менее свидетельствует о некоторой разбалансированности системы ГПТ. Кормление колонии приводит к уменьшению периода ГПТ, а также средней скорости и доли покоя. Влияние кормления прослеживается на системе ГПТ в течение нескольких часов. Анестезия гидрантов изотоническим раствором хлористого магния приводит к ослаблению ГПТ, уменьшению их периода, возрастанию времени покоя. Учитывая долю уменьшения объема транспортируемой гидроплазмы, можно констатировать, что роль гидрантов в перемещении гидроплазмы примерно такая же, что и верхушек роста. *Ил. 3.*

Морфогенезы и клеточные процессы у гидроидных полипов *Obelia loveni* и *Clava multicornis*. Полтева Д. Г. Донаков В. В., Маркова Л. Г. // Губки и книдарии. Современное состояние и перспективы исследований. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1988. С. 111—116.

Получены количественные характеристики клеточного состава разных отделов колонии *Obelia loveni* в разные сезоны. Показано, что соотношение клеток-родоначальниц и их дифференцированных производных (в частности, соотношение книдогенеза и гаметогенеза) регулируется физиологическим состоянием колонии. Гидрориза служит депо стволовых интерстициальных клеток (СИК); летом в их скоплениях идет книдогенез, осенью при резорбции вертикальных побегов и зооидов СИК мигрируют в гидроризу. Показана сезонная смена физиологической активности эпителиально-мышечных клеток (ЭМК) гидроризы, связанная с секрецией вещества перисарка и накоплением запасных питательных веществ в гастродерме. В экспериментах с гидроидом *Clava multicornis* получено развитие целых полипов из фрагментов эпидермы или гастродермы ножки. Гастродерма образуется за счет эпидермальных клеток, при этом спустя сутки наблюдали вспышку размножения СИК. Эпидерма в гастродермальных эксплантатах формируется вследствие выселения части ЭМК на наружную поверхность мезоглеи (которая деградирует

и заменяется новой). Система СК образуется в результате трансдифференцировки зимогенных клеток гастродермы, свидетельствуя о более широких цитогенетических потенциях клеток разных линий, которые реализуются в эксперименте (при соматическом эмбриогенезе). *Ил. 2.*

УДК 593.5

К вопросу о систематическом положении *Polypodium hydriforme* Ussov (Cnidaria). Райкова Е. В. // Губки и книдарии. Современное состояние и перспективы исследований. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1988. С. 116—122.

Цикл развития *Polypodium hydriforme* рассматривается как метагенез. Отмечается его сходство с циклом наркомедуз, рассматриваются черты сходства и различия в анатомии и цитоморфологии этих животных. Уникальные черты организации *Polypodium*: сложная женская половая система с выводными протоками, раздельность эпителиальных и мускульных клеток, прикрепление книдоциля к крышечке стрекательной капсулы, инверсия слоев клеток на паразитической части цикла, аберрантный гаметогенез, своеобразная паратомия, прикрепление почек к столону в месте будущего рта, внутриклеточный паразитизм в позвоночном хозяине — все эти признаки позволяют считать его представителем отдельного класса книдарий — *Polypodiozoa*. *Ил. 2.*

УДК 591.3:593.3

Альтернативные пути развития на ранних этапах эмбриогенеза у некоторых кишечнополостных. Серавин Л. Н. // Губки и книдарии. Современное состояние и перспективы исследований. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1988. С. 123—126.

Дан обзор литературных данных, который показывает, что у ряда Hydrozoa, Scyphozoa и Anthozoa в пределах одного и того же вида животного дробление яиц осуществляется не одним, а несколькими способами. У некоторых форм процесс гастрюляции также может идти несколькими альтернативными путями. Однако во всех случаях формируются нормальные личинки, способные к метаморфозу. Предполагается, что существование альтернативных путей развития — явление, обычное для индивидуального развития кишечнополостных, что и должны подтвердить будущие исследования.

УДК 593.6:591.471

К созданию структурной классификации склеритов Octocorallia (Cnidaria, Anthozoa). Слепкова Н. В. // Губки и книдарии. Современное состояние и перспективы исследований. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1988. С. 126—130.

Для создания классификации склеритов Octocorallia предлагается использовать принципы мерономии. Вычленение меронов осуществляется с привлечением системно-структурного анализа. В качестве основных структурных элементов склеритов различают точки и лучи роста 1, 2 и других порядков, а в качестве производных — линии и поверхности роста. На их основании выделены следующие мероны: радиусы, отростки, спайки и заливки. Основные модальности меронов приведены на рис. 3—6. Намечен вариант построения классификации на основе выделения меронов и их модальностей и высказан ряд предположений о примитивности и продвинутости некоторых типов склеритов. *Ил. 6.*

УДК 593.3:575.86

Происхождение Cnidaria и возможный путь эволюции Hydrozoa. Степаньянц С. Д. // Губки и книдарии. Современное состояние и перспективы исследований. Л. Зоол. ин-т АН СССР, 1988. С. 130—144.

Проблема обсуждается в следующих аспектах: 1) какими были самые древние книдарии; 2) какое из поколений книдарий — полипоидное или медузоидное следует считать первичным; 3) какие из современных книдарий ближе всего к предковым формам; 4) как могли эволюировать современные отряды Hydrozoa.

Высказывается мнение о возможном пути возникновения 4-лучевой симметрии — основополагающей для предковых форм книдарий. Все существующие теории о происхождении и эволюции книдарий сводятся к тому, какой образ жизни предка был первичным — пелагический (бенто-пелагический) или седентарный. Вопрос решается в пользу исходности пелагического образа жизни. Высказывается согласие с точкой зрения об исходности Scyphozoa в эволюции Cnidaria. Hydrozoa рассматриваются как более продвинутая, а по ряду признаков — вторично упрощенная группа. Среди Hydrozoa наиболее примитивны отряды Trachylida и Limnomedusae. *Ил. 2.*

ИЛЛЮСТРАЦИИ

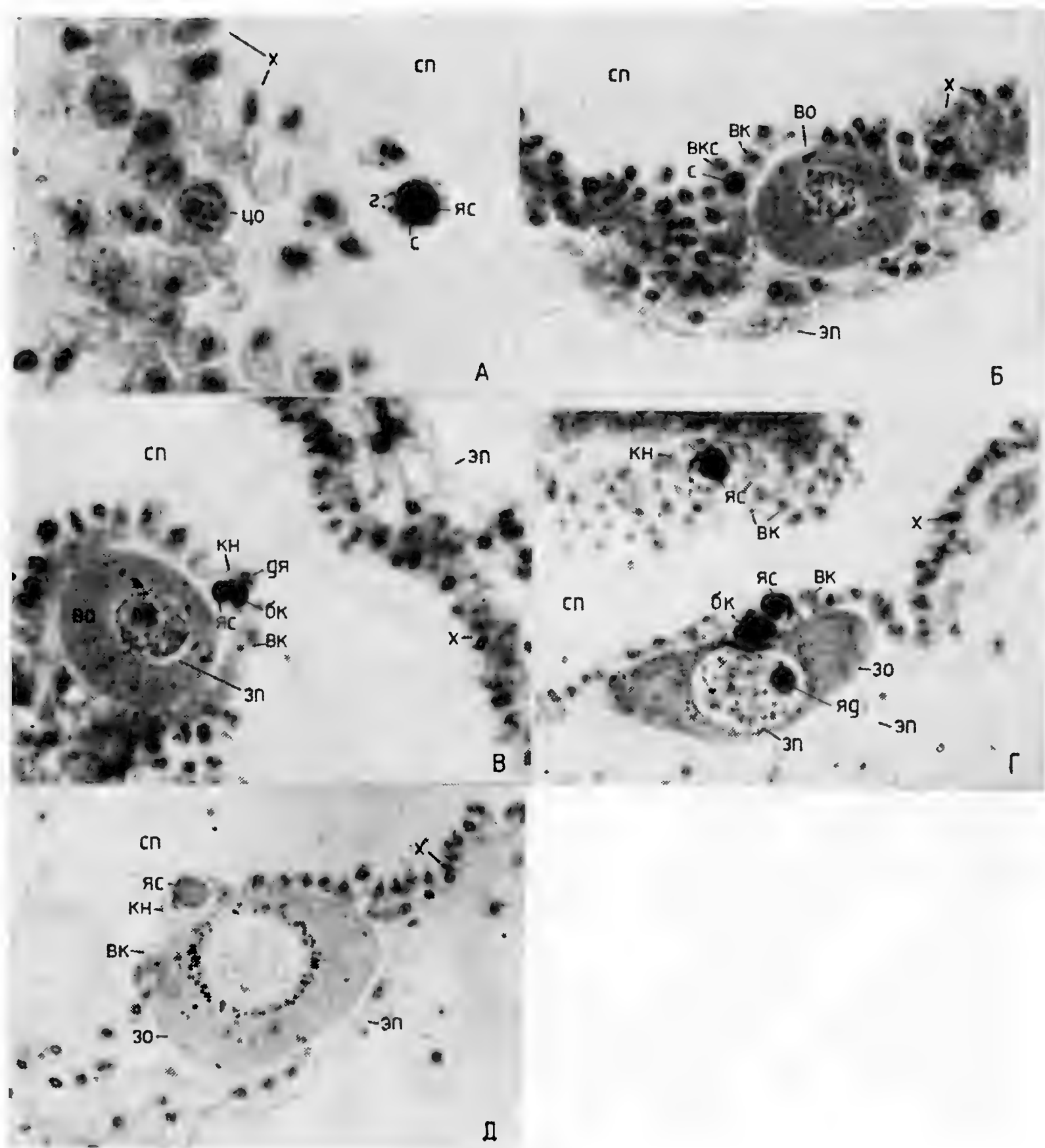


Рис. 1. Участки срезов колоний *Leucosolenia complicata* Montagu.
Спермий и его превращение в клетке-носителнице

А — зрелый спермий в спонгоцеле, железный гематоксилин, ув. 1800; сп — спонгоцель; х — хоаноциты; с — спермий; яс — ядро спермия; г — гранулы в цитоплазме спермия; цо — ооцит на стадии цитоплазматического роста

Б — вспомогательная клетка, захватившая спермий (срез в базальной части колонии), ув. 800; вк — вспомогательные клетки; вкс — вспомогательная клетка со спермием; во — вителлогеновый ооцит; эп — экзопинакодерма

В — обособление ядра спермия от белковой капсулы в клетке-носителнице (срез в базальной части колонии), железный гематоксилин, ув. 800; кн — клетка-носителница; бк — белковая капсула; дя — деформированное ядро клетки-носителницы; зп — зародышевый пузырек; яд — ядрышко

Г — проникновение в ооцит белковой капсулы (срез в базальной части колонии), бром-феноловый синий, ув. 700; зп — зрелый ооцит

Д — комплекс ооцит — клетка-носителница, после разрушения проникшей в цитоплазму ооцита белковой капсулы (срез в базальной части колонии), галлоцианин, ув. 700.

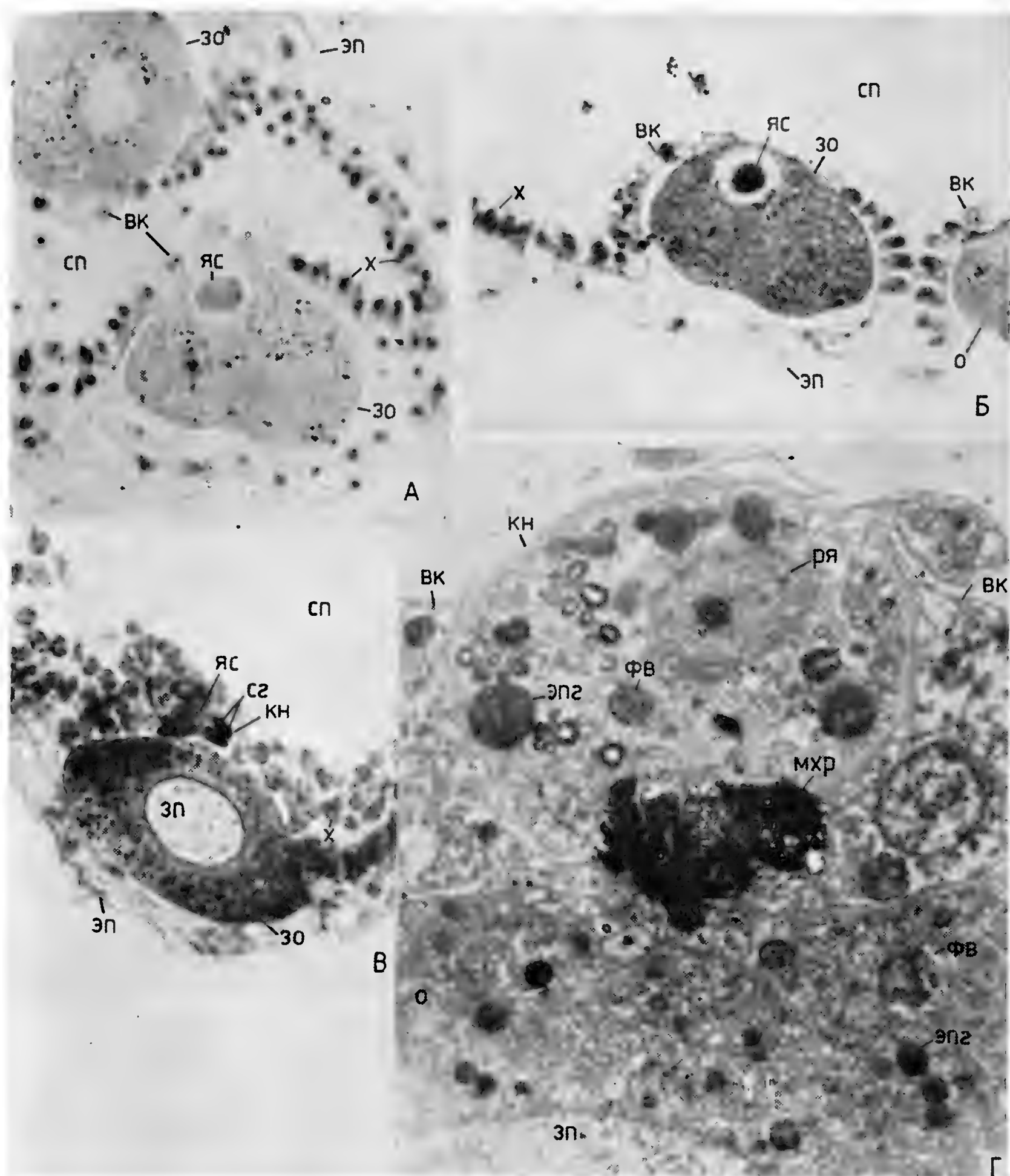


Рис. 2. Участки срезов колоний *Leucosolenia complicata* Montagu.
Проникновение ядра спермия в ооцит

- А — ядро спермия в цитоплазме ооцита (срез в базальной части колонии), галлоцианин, ув. 700
 Б — ядро спермия — в цитоплазме ооцита (срез в базальной части колонии), бромфеноловый синий, ув. 700
 В — суданфильные гранулы в цитоплазме клетки-носительницы (срез в базальной части колонии), судан черный В, ув. 700; сг — суданфильные гранулы
 Г — тесный контакт вспомогательных клеток с клеткой-носительницей (начало проникновения ядра спермия в цитоплазму ооцита), ув. 11000; ря — реорганизующееся ядро клетки-носительницы; эпг — электронноплотные гранулы; мхр — мужской хроматин; фв — фагальные вакуоли

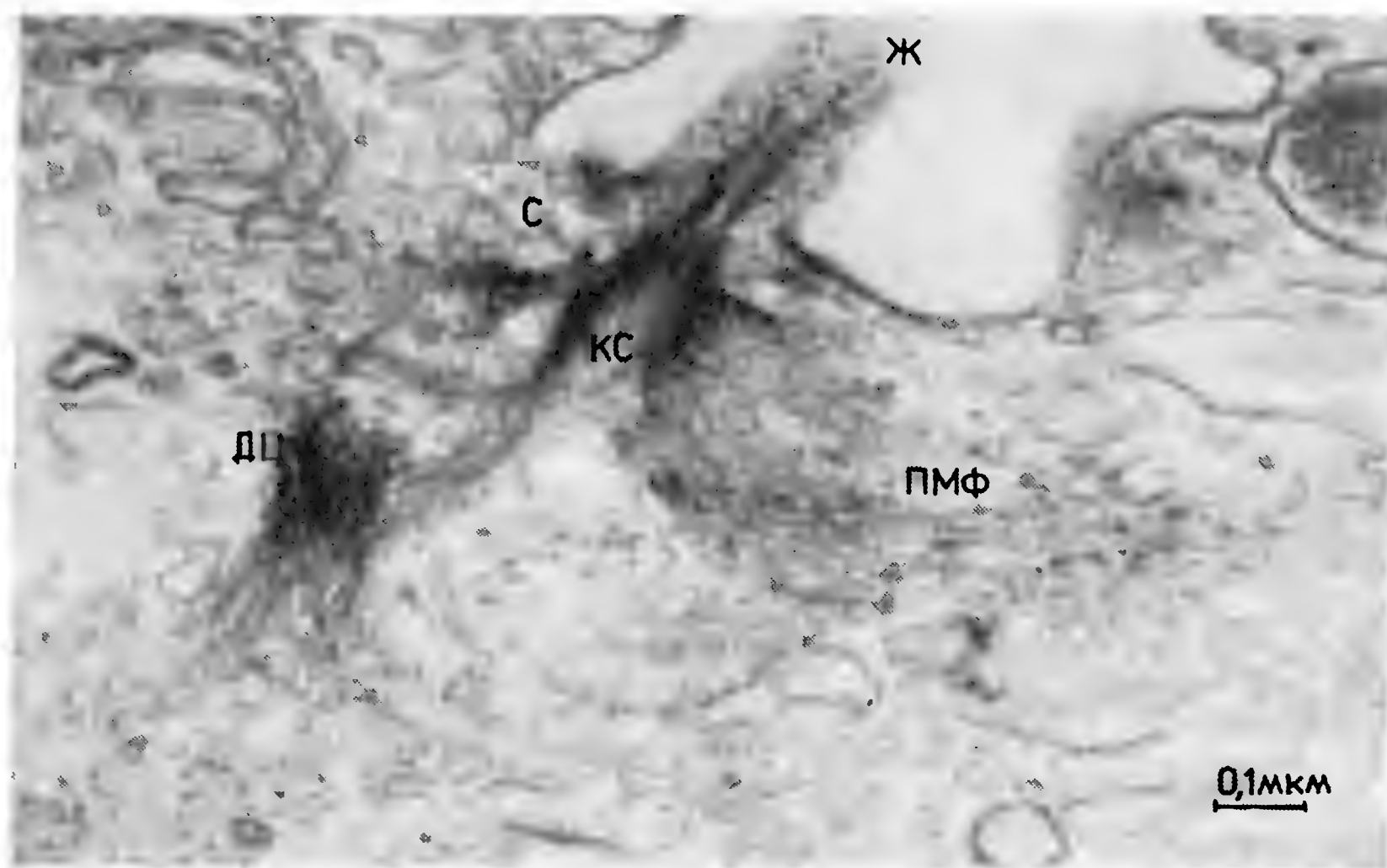


Рис. 1. Жгутиковая клетка поверхности личинки *Baikalospongia bacillifera*.

Ж — жгутик; КС — кинетосома; ДЦ — дополнительная центриоль; С — процентриоль; ПМФ — пучки микрофиламентов. Глютаральдегид-четыреокись осмия

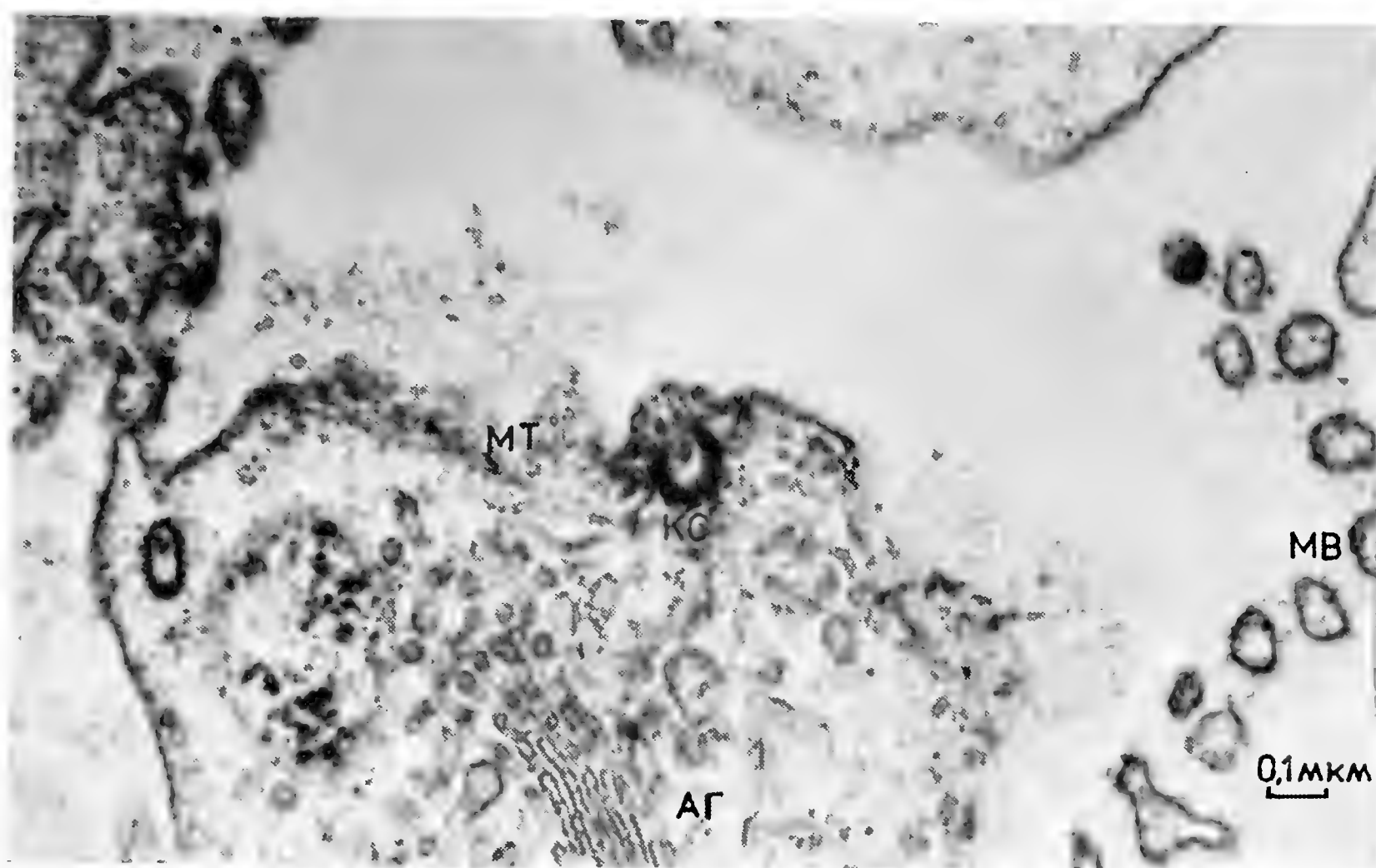


Рис. 2. Апикальная часть хоаноцита *Baikalospongia bacillifera*

МВ — микроворсинки; АГ — аппарат Гольджи; МТ — микротрубочки, ассоциированные с кинетосомой. Четыреокись осмия

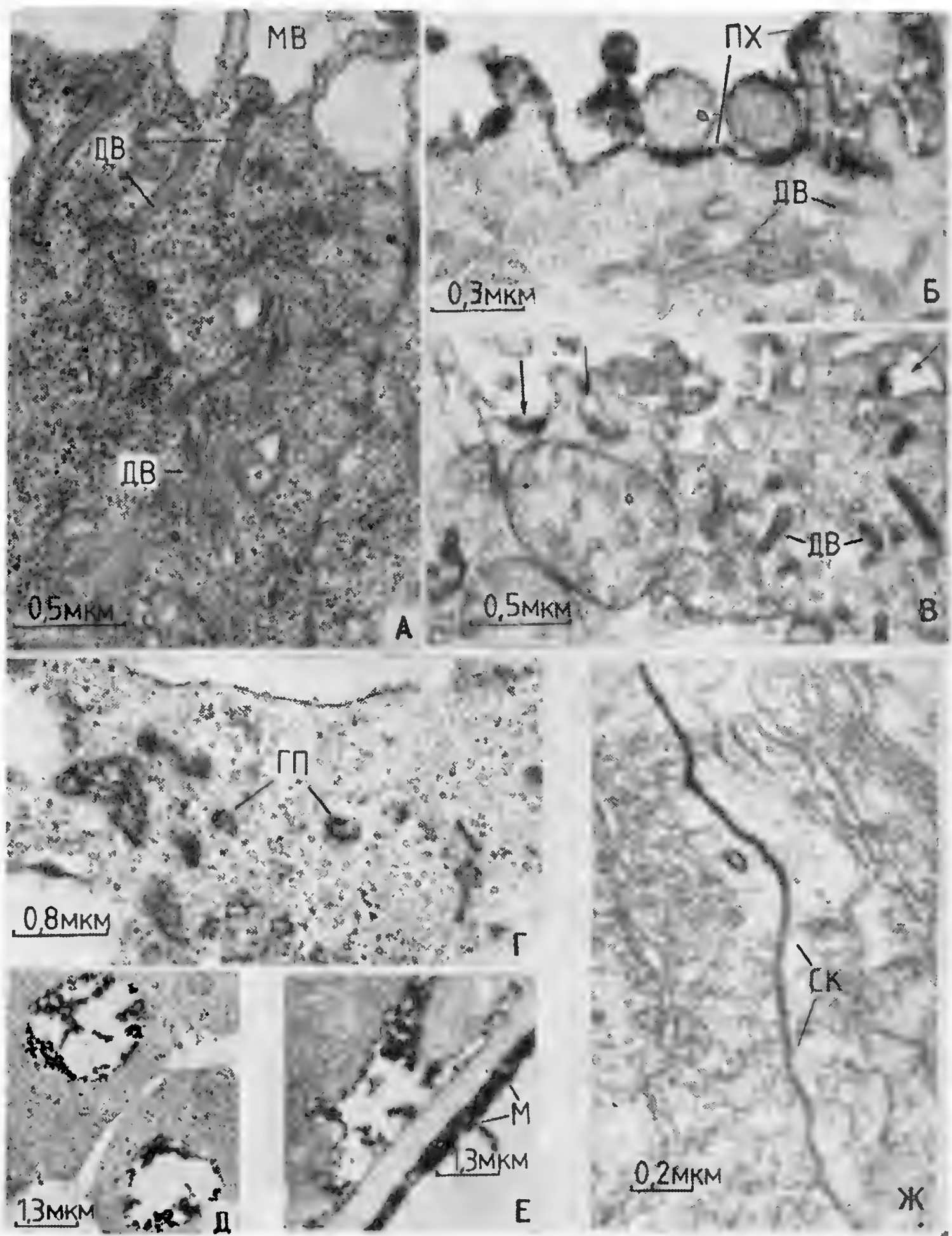


Рис. 1. Поглощение пероксидазы хрена пищеварительными клетками.

А — дисковидные везикулы (ДВ) в апикальной части цитоплазмы пищеварительных клеток (поперечный срез); МВ — микроворсинки. Б — пероксидаза хрена (ПХ) на поверхности пищеварительных клеток, на ранних сроках (10—30 с) после введения ее в гастральную полость зооида. В — поглощение ПХ дисковидными везикулами в апикальной области пищеварительных клеток (2—3 мин после введения ПХ в гастральную полость зооида); стрелка — инвагинации плазматической мембраны, содержащие ПХ. Г — ПХ в гладких пузырьках в апикальной части цитоплазмы пищеварительной клетки (10—15 мин после введения ПХ в гастральную полость зооида); ГП — гладкие пузырьки. Д — ПХ в крупных везикулах в средней части пищеварительных клеток (30 мин после введения ПХ в гастральную полость зооида). Е — ПХ в крупной вакуоли в базальной части пищеварительной клетки (60 мин после введения ПХ в гастральную полость зооида); М — мезоглея. Ж — проникновение лантана вдоль латеральной поверхности клеток гастродермы; СК — септированный контакт, препятствующий проникновению маркера к базальным частям клеток

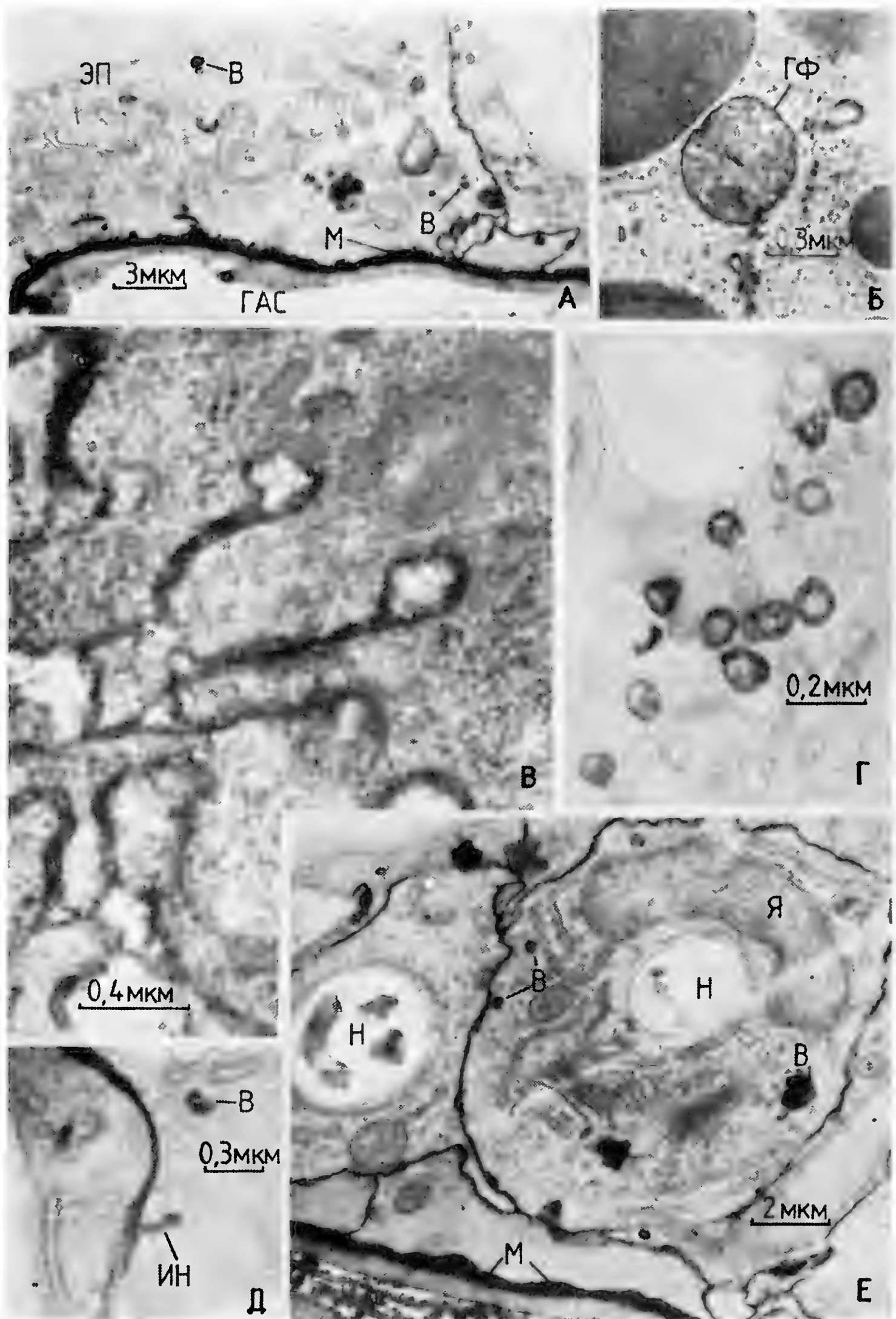


Рис. 2. Поглощение пероксидазы хрена пищеварительными и железистыми белоксинтезирующими клетками

А — ПХ в мезоглее (М), межклетниках и везикулах цитоплазмы эпидермальных клеток (60 мин после введения ПХ в гастральную полость зооида; ЭП — эпидерма; ГАС — гастрдерма; В — везикулы). Б — ПХ в гетерофагосоме (ГФ) в апикальной части цитоплазмы железистой белоксинтезирующей клетки (15 мин после введения ПХ в гастральную полость зооида); продукт реакции на ПХ локализован на периферии гетерофагосомы. В — инвагинации латеральной поверхности пищеварительной клетки, содержащие продукт реакции на ПХ (30 мин после введения ПХ в гастроваскулярную систему колонии). Г — мелкие везикулы, содержащие ПХ у латеральной поверхности в цитоплазме пищеварительной клетки (30 мин после введения ПХ в гастральную полость зооида); неконтрастированный срез. Д — поглощение ПХ у латеральной поверхности железистой белоксинтезирующей клетки (30 мин после введения ПХ в гастральную полость зооида); ИН — инвагинация латеральной поверхности железистой клетки, содержащая продукт реакции на ПХ; В — везикула с ПХ; неконтрастированный срез. Е — продукт реакции на ПХ в мезоглее, межклетниках клеток эпидермы и в цитоплазме книдобласта (60 мин после введения ПХ в гастральную полость зооида); Я — ядро книдобласта; Н — нематоциста; неконтрастированный срез

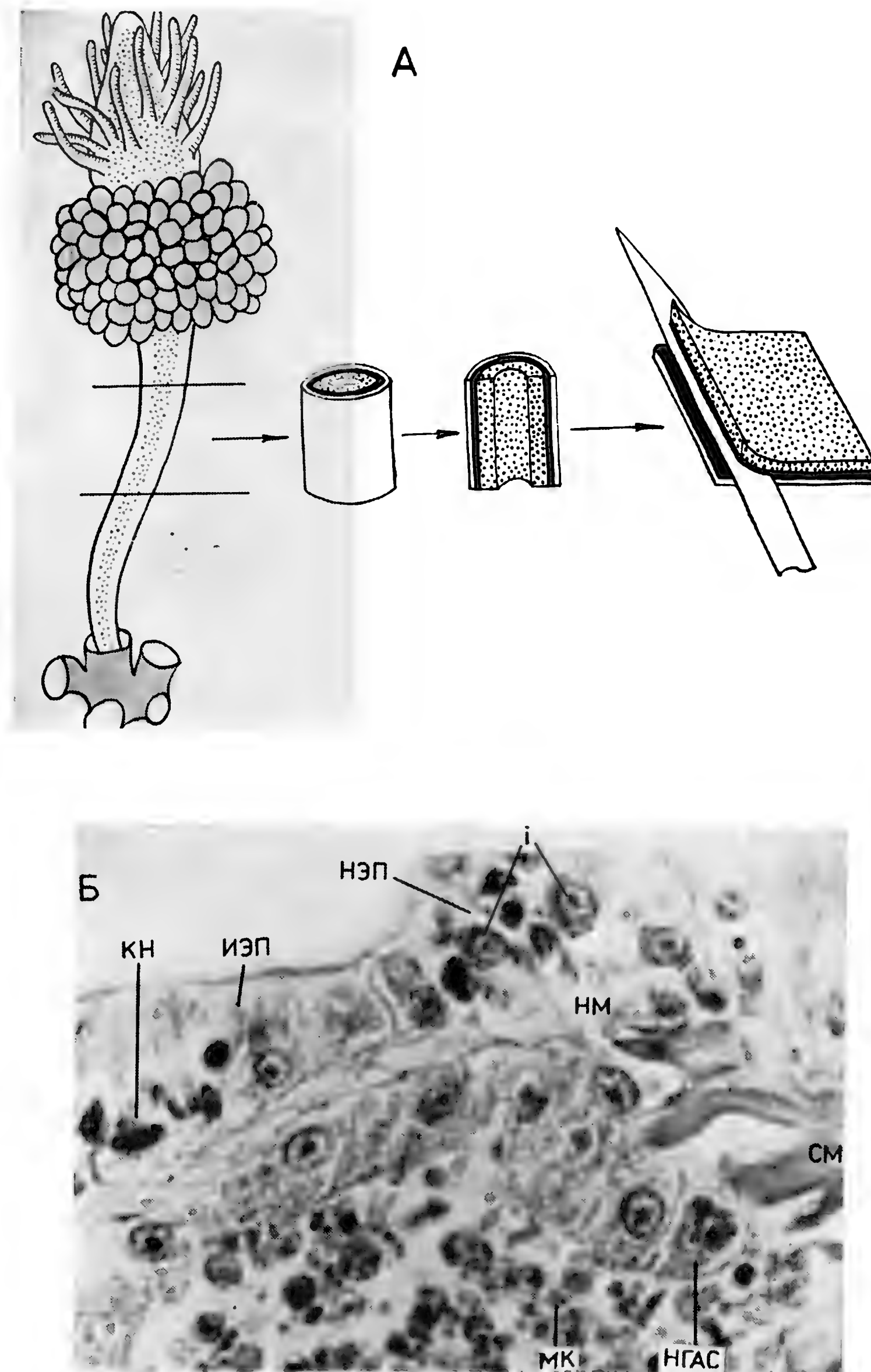


Рис. 2. Развитие *Clav multicornis* из эпидермального эксплантата

А — схема операций по отделению фрагмента эпидермы; Б — срез через трое суток развития (гематоксилин Майера, ув. 618); ИЭП — исходная эпидерма, НГАС — новая гастродерма; СМ — старая мезоглея; НМ — формирующаяся мезоглея, МК — мертвые клетки в полости; КН — киндоциты; *i*-клетки

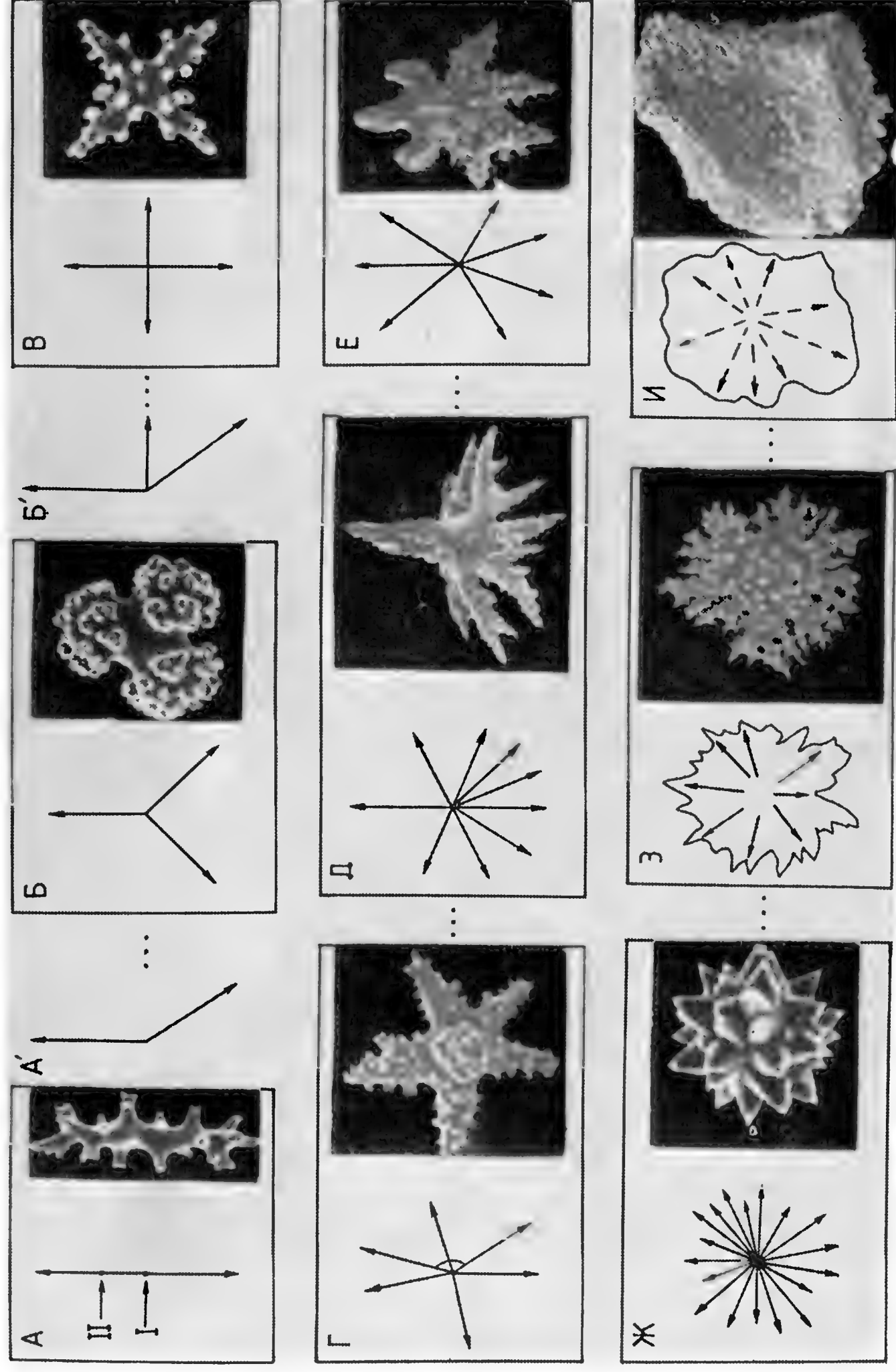


Рис. 1. Система склеритов с центром роста и радиусами роста

I — центр роста (точка роста первого порядка); *II* — радиус роста. *A*, *A'* — бирадиатные склериты, *B*, *B'* — трирадиатные, *B* — тетрадиатный, *Г* — гексарадиатный, *Д* — 3 — разные полирадиатные, *И* — мультирадиатный склерит. Все фотографии склеритов (кроме рис. 2, *Д*) даны по словарю морфологических терминов [154]

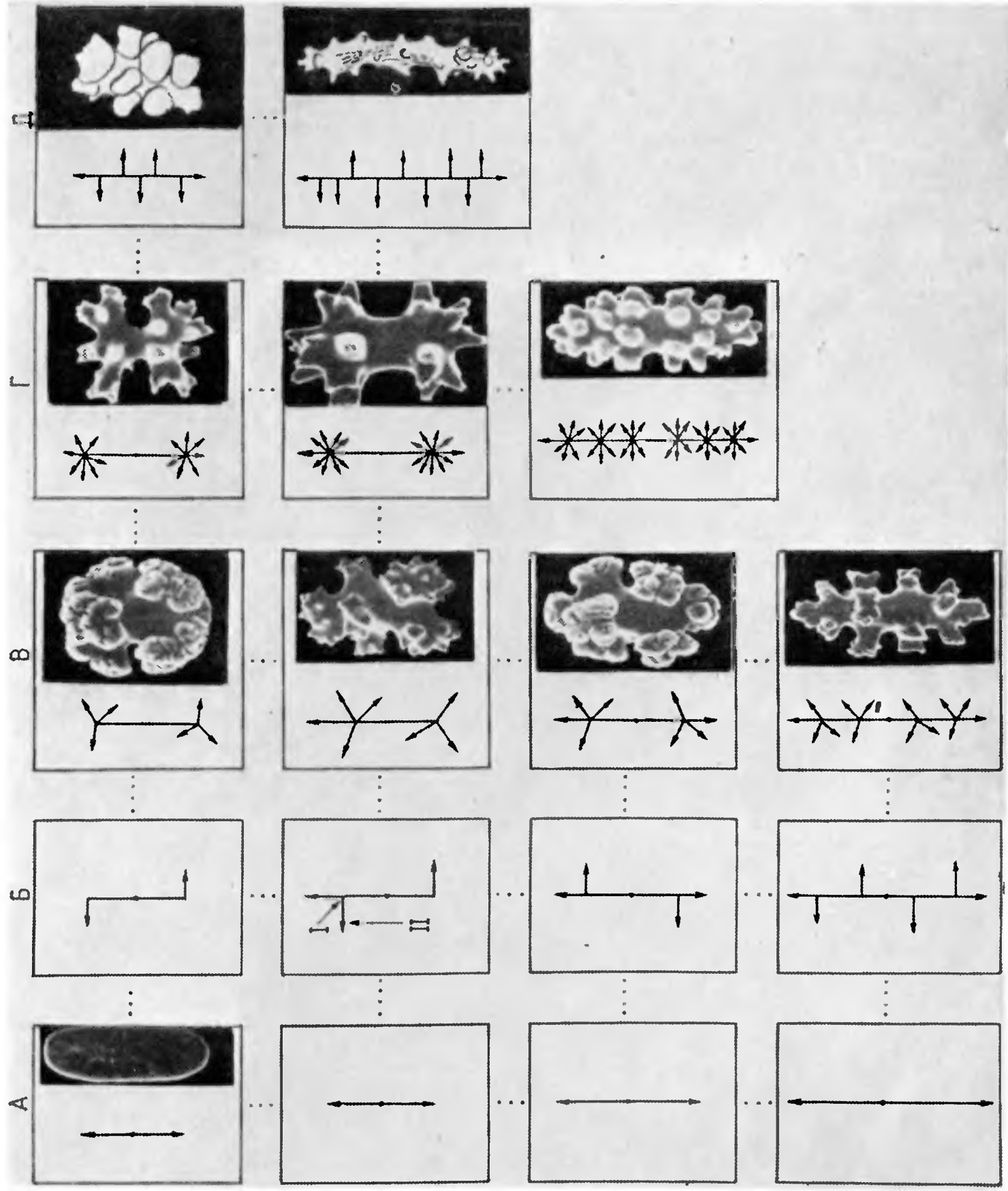


Рис. 2. Система бирадиальных склеритов с точками роста и лучами роста 2-го порядка

/ — точка роста 2-го порядка, II — луч роста 2-го порядка. А — безотростков, Б — Г — мутовчатые с 1,3,п отростками в мутовке, Д — немувчатые с отростками. Фотографии рис. 2, Д даются по Утином [242]

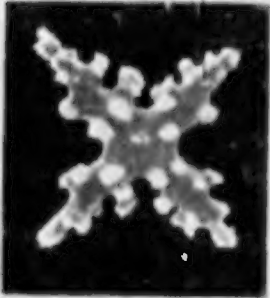
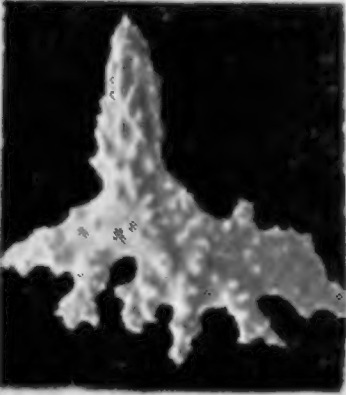
			
Равнорадиатный		Изогнутадиатный	
			
Разнорадиатный		Ветвисторадиатный	

Рис. 3. Склериты с разными модальностями радиусов

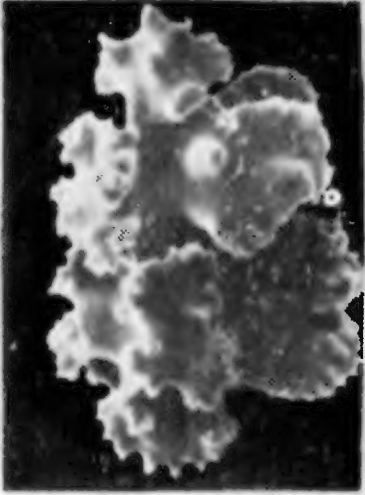
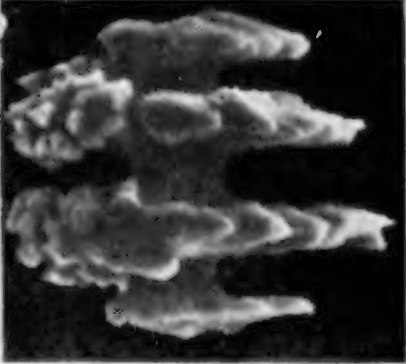
Поперечная		Продольная
Частичная	Полная	
		

Рис. 5. Спайки

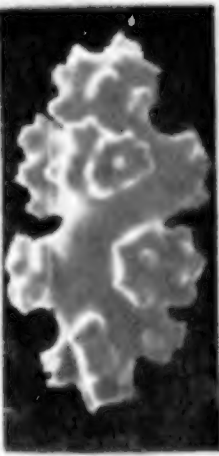
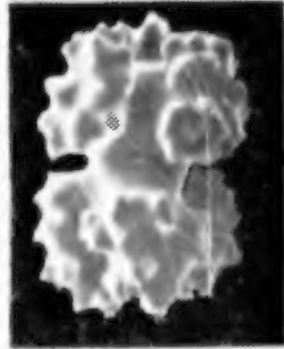
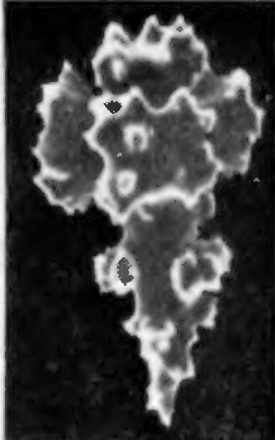
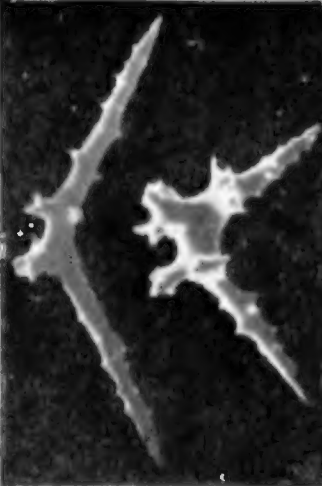
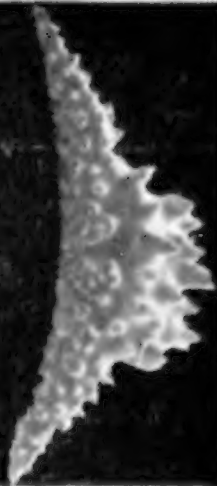
Равноотростчатые		 	 
	Точечно	Апикально	Латерально
Пламенеющие		 	 
С редуцированными отростками			

Рис. 4. Склериты с разными модальностями отростков

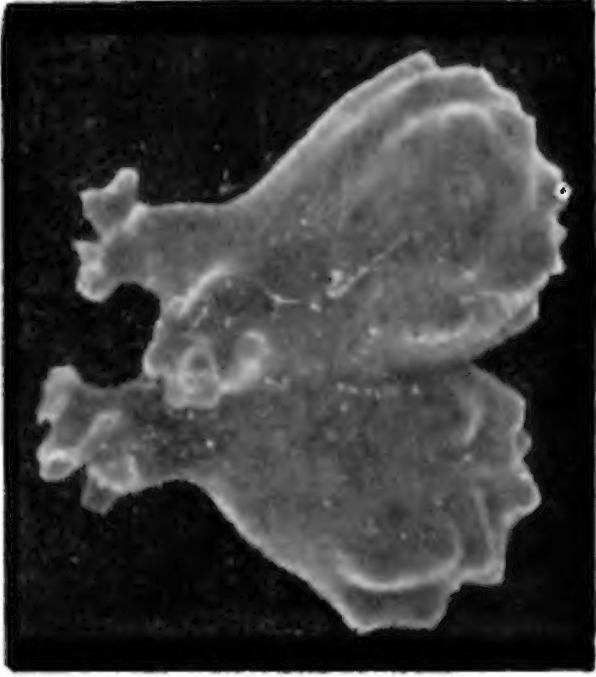
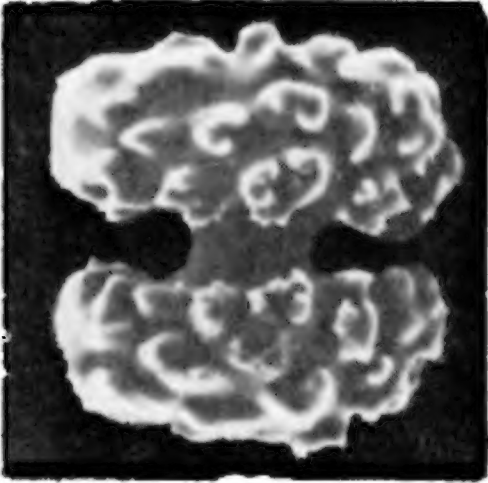
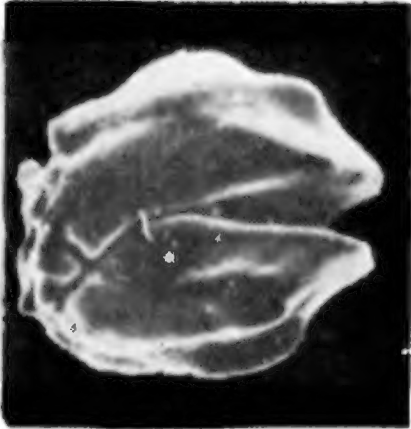
	Частичная	Полная
Латеральная		
Биапикальная		
Апикальная		

Рис. 6. 3а.